

**ELEKTROPHYSIOLOGISCHE UND
PHOTOMETRISCHE UNTERSUCHUNGEN
ZUR PHYSIOLOGIE DER PHOTOREZEPTOREN IN DEN
FACETTENAUGEN VON GERRIS LACUSTRIS
UND SPODOPTERA EXEMPTA**

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
der Abteilung für Biologie
an der Ruhr-Universität Bochum

von

BERND HAMANN

Hagen

Bochum 1979



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546402_0070

**ELEKTROPHYSIOLOGISCHE UND
PHOTOMETRISCHE UNTERSUCHUNGEN
ZUR PHYSIOLOGIE DER PHOTOREZEPTOREN IN DEN
FACETTENAUGEN VON GERRIS LACUSTRIS
UND SPODOPTERA EXEMPTA**

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
der Abteilung für Biologie
an der Ruhr-Universität Bochum



von

BERND HAMANN

Hagen

Bochum 1979

ELECTROMOTRICITÄT UND
PHOTOMETRISCHE MESSEUNGEN
ZUR ERKLÄRUNG DER PHOTOELEKTROGEN IN DER
FAKTORIELLEN VON DER LÄCHTE
UND PHOTOELEKTROGEN

D I S S E R T A T I O N

zur Erlangung des Grades eines
Doktors der Naturwissenschaften
der Abteilung für Physik
an der Universität Bonn



VON

BERNARD WAMANN

Hagen

Bonn 1919

<u>Inhaltsverzeichnis</u>	Seite
1. Einleitung	1
2. Vorbemerkungen zur Morphologie der Augen	4
2.1. <i>Gerris lacustris</i>	4
2.2. <i>Spodoptera exempta</i>	7
3. Tiermaterial	9
3.1. <i>Gerris lacustris</i>	9
3.2. <i>Spodoptera exempta</i>	9
4. Methoden	10
4.1. Elektrophysiologie	10
4.1.1. Apparatur	10
4.1.2. Messung an <i>Gerris</i>	13
4.1.2.1. Präparation und Ableittechnik	13
4.1.2.2. Meßprogramm	13
4.1.3. Messung an <i>Spodoptera</i>	15
4.1.3.1. Präparation und Ableittechnik	15
4.1.3.2. Meßprogramm	15
4.1.4. Mathematische Auswertung	17
4.2. Photometrie	21
4.2.1. Apparatur	21
4.2.1.1. Mikrospektrometer	21
4.2.1.2. Mikrophotometer	23
4.2.2. Messung an <i>Gerris</i>	25
4.2.2.1. Präparation	25
4.2.2.2. Meßverfahren	27
4.2.2.3. Meßprogramm	28
4.2.2.3.1. Mikrospektrometrie	28
4.2.2.3.2. Mikrophotometrie	29
4.2.3. Messung an <i>Spodoptera</i>	31
4.2.3.1. Präparation	31
4.2.3.2. Meßverfahren	33
4.2.3.3. Meßprogramm	33

4.2.4.	Mathematische Auswertung	34
4.2.4.1.	Theoretische Grundlagen	34
4.2.4.2.	Berechnung von Mittelwertkurven	46
4.2.4.3.	Analyse von Differenzspektren	48
5.	Ergebnisse	49
5.1.	Gerris lacustris	49
5.1.1.	Elektrophysiologie	49
5.1.1.1.	Eigenschaften der Potentiale und Intensitäts- abhängigkeitskurven	49
5.1.1.2.	Spektrale Empfindlichkeit	52
5.1.1.2.1.	Messungen an verschiedenen Augenbereichen	52
5.1.1.2.2.	Messungen am lateralen Augenbereich während selektiver chromatischer Adaptation	54
5.1.1.3.	Dunkeladaptation nach chromatischer Helladaptation	56
5.1.2.	Photometrie	58
5.1.2.1.	Mikrospektrometrie an einzelnen Ommatidien	58
5.1.2.1.1.	Extinktions-Differenzspektren nach Voradaptationen mit 580 nm und 450 nm	59
5.1.2.1.2.	Extinktions-Differenzspektren nach Voradaptationen mit 500 nm und 350 nm	73
5.1.2.2.	Mikrophotometrie an einzelnen Rhabdomeren	81
5.1.2.2.1.	Die zwei großen äußeren Rhabdomere	81
5.1.2.2.2.	Die zwei kleinen äußeren Rhabdomere	87
5.1.2.2.3.	Das zentrale, distale Rhabdomer	89
5.1.2.2.4.	Die zwei zentralen, proximalen Rhabdomere	91
5.2.	Spodoptera exempta	95
5.2.1.	Elektrophysiologie	95
5.2.1.1.	Eigenschaften der Potentiale und Intensitätsabhängig- keitskurven	95
5.2.1.2.	Spektrale Empfindlichkeit	98
5.2.1.2.1.	Messungen an verschiedenen Augenbereichen	98
5.2.1.2.2.	Messungen am lateralen Augenbereich während selek- tiver chromatischer Adaptation	101

5.2.2.	Mikrospektrometrie	107
5.2.2.1.	Extinktions-Differenzspektren vom distalen Retinabereich	107
5.2.2.1.1.	Nach Voradaptationen mit 580 nm und 450 nm	107
5.2.2.1.2.	Nach Voradaptationen mit 510 nm und 350 nm	110
5.2.2.2.	Extinktions-Differenzspektren vom proximalen Retinabereich	114
5.2.2.2.1.	Nach Voradaptationen mit 610 nm und 520 nm bzw. 550 nm und 450 nm	114
5.2.2.2.1.1.	Von ungekühlten Präparaten	114
5.2.2.2.1.2.	Von gekühlten Präparaten	123
5.2.2.2.2.	Nach Voradaptationen mit 500 nm und 350 nm	130
6.	Diskussion	131
7.	Zusammenfassung	172
8.	Literatur	175

1. Einleitung

Insekten mit einem gleichmäßigen diurnalen Aktivitätsmuster und auch dämmerungs- und nachtaktive Vertreter dieser Gruppe sind in vielen Fällen mit aconen Appositionsaugen ausgestattet (z.B. Heteroptera, Tipuliden, Culiciden, Tenebrio, Furficula; Eckert, 1968), während andere durch den Besitz von "clear-zone" Augen (Horridge, 1971) ausgezeichnet sind (z.B. viele Lepidopteren und Coleopteren; Horridge, 1975).

In beiden Fällen treten bei einem Wechsel der Lichtintensität in der Umgebung der Tiere Veränderungen in der Struktur der Augen auf, die als morphologische Adaptationen bezeichnet werden können (Übersichtsartikel: Walcott, 1975). Diese Veränderungen tragen vermutlich dazu bei, den Arbeitsbereich der Photorezeptoren, der wesentlich kleiner als die Veränderungen der mittleren Lichtintensität bei Tag und Nacht ist, an die jeweiligen Lichtverhältnisse in der Umwelt anzupassen (Walcott, 1975; Laughlin and Hardie, 1978). Die morphologische Adaptation verläuft gemäß den großen Unterschieden in der Augenanatomie bei beiden Gruppen verschieden. Während "clear-zone" Augen im wesentlichen durch longitudinale Pigmentverschiebungen entlang der Sehzellfortsätze oder Kristallstiele im "clear-zone" Bereich adaptieren, treten in aconen Appositionsaugen bei Adaptation Bewegungen der Kristallzellen, der Kristallstiele und der Rhabdome, die in den genannten Fällen als offene Rhabdome vorliegen, im Sinne einer Retinomotorik nach Lütke (1953) auf (Walcott, 1975).

Dabei scheinen die Augen im dunkeladaptierten Zustand in beiden Fällen besonders gut an ein Sehen bei geringen Lichtstärken angepaßt zu sein. Während bei "clear-zone" Augen eine Empfindlichkeitssteigerung durch optische Superposition zu erwarten ist (Kunze, 1979), wird bei aconen Appositionsaugen - zumindest in der Gruppe der Heteropteren - eine Empfindlichkeitserhöhung durch neurale Superposition (Strausfeld, 1976; Wolburg-Buchholz, 1979) ähnlich wie bei höheren Dipteren vermutet.

Bei Insekten scheinen somit zwei sehr verschiedene Systeme entwickelt zu sein, die Empfindlichkeit der Lichtsinnesorgane an die Lichtverhältnisse bei Nacht anzupassen. Rezeptorphysiologische Untersuchungen an Vertretern beider Gruppen liegen nur in geringer Zahl vor: Hemiptera, *Notonecta glauca*: Bruckmoser, 1968; Bennett and Ruck, 1970. *Lethocerus*: Walcott, 1971a, b; Ioannides and Horridge, 1975. *Gerris*: Bohn und Täuber, 1971. Lepidoptera, *Deilephila elpenor*: Höglund and Struwe, 1970; Höglund et al., 1973a, - 1973b; Hamdorf et al., 1972, 1973; Schwemer und Paulsen, 1973; Welsch, 1977; Schlecht et al., 1978. *Manduca sexta*: Carlson and Philipson, 1972; Hamdorf und Schwemer, 1975. Coleoptera, *Carabus auratus*: Hasselmann, 1962. Die Untersuchungen waren in einem einzigen Fall - bei der Sphingide *Deilephila elpenor* - so umfassend, daß aufgrund der Ergebnisse Aussagen über die Sinnesleistungen des Superpositions- auges gemacht werden konnten (Hamdorf, 1979; Schlecht, 1979).

Diese Arbeit soll dazu beitragen, durch Kenntnisse über Rezeptorfunktionen in den Augen von zwei Vertretern dieser Gruppen - *Gerris lacustris* und *Spodoptera exempta* - Einsicht in die Leistungsfähigkeit der beiden unterschiedlichen "Nachtsehsysteme" zu gewinnen. Dabei stellen sich folgende Fragen, deren Beantwortung Gegenstand dieser Untersuchung ist:

- 1.) Gibt es verschiedene Rezeptortypen, die sich bezüglich ihrer spektralen Empfindlichkeiten unterscheiden?
- 2.) Welche Rezeptortypen kommen vor?
- 3.) Welche Sehfärbstoffe sind in die Rezeptoren eingelagert?
- 4.) Wie sind die Rezeptortypen in den Ommatidien angeordnet?
- 5.) Auf welche Art und Weise sind die Rezeptortypen über das Auge verteilt?

Darüberhinaus liefern die Ergebnisse dieser Arbeit einen Beitrag zur Lösung von Problemen, die unabhängig voneinander an beiden Tierarten getrennt bearbeitet werden. Bei *Gerris lacustris* erscheint aufgrund der besonderen Retinastruktur eine Untersuchung des Problems der Einlagerung von Sehfärbstoffmolekülen in Photorezeptormembranen mit Hilfe von Dichroismusmessungen vielversprechend (Langer, 1965; Schneider und Langer, 1969, Bohn und Täuber, 1971). Dazu müssen aber vorher Eigenschaften der Sehfärbstoffe und ihre Lokalisation bekannt sein. *Spodoptera exempta*, deren Larve (African army-worm) sich von Gras-pflanzen ernährt, ist in weiten Teilen Afrikas aufgrund ihres massenhaften Auftretens und ihrer weitläufigen Wanderflüge ein bedeutender Pflanzenschädling (Literaturübersicht: Brown, E.S., 1962). Für eine wirksame Bekämpfung sind Kenntnisse über ihre Lebensweise und damit auch über mögliche optische Orientierungsmechanismen nützlich (Langer et al., 1979).

2. Vorbemerkungen zur Morphologie der Augen

2.1. Gerris lacustris

Morphologische Untersuchungen am Auge von Gerris wurden von Bedau, 1911; Kuhn, 1926; Rensing, 1962; Eckert, 1968; Schneider und Langer, 1969; Langer, 1975 und Wolburg-Buchholz, 1979 durchgeführt.

Die beiden halbkugelförmigen Augen ragen, etwas nach vorn geneigt, seitlich am Kopf heraus, wodurch ein nach vorn gerichteter Bereich binokularen Sehens möglich erscheint. Auch im dorsalen und ventralen Bereich ist binokulares Sehen möglich (Abb. 1). Jedes Auge besitzt im Horizontalschnitt etwa 40, im Dorsoventralschnitt etwa 35 Ommatidien, insgesamt also jeweils 700-800. Nach oben gerichtet sind etwa 9 Ommatidien mit einem Sehwinkel von insgesamt etwa 50° (dorsaler Augenteil), nach unten sind es 12 Ommatidien mit einem Winkel von etwa 70° (ventraler Augenteil), und seitlich etwa 12 mit einem Winkel von etwa 60° (lateraler Augenteil).

Insgesamt entspricht der Bautyp dem eines aconen AppositionsAuges. Die Cornealinsen haben eine Dicke von etwa $30\text{ }\mu\text{m}$. Ihnen folgen nach innen je 4 hyaline Kristallzellen, die von je 2 Hauptpigmentzellen umschlossen sind. Die Hauptpigmentzellen enthalten große Pigmentgranula ($\emptyset \approx 2\text{ }\mu\text{m}$), die den Kristallkegel in einer einfachen Lage umgeben (Langer, 1975). Proximal folgen 8 Sinneszellen, die ein offenes Rhabdom bilden. Es finden sich zwei Bautypen von Ommatidien, von denen der eine im dorsalen und lateralen Augenbereich, der andere im ventralen Augenabschnitt vorhanden ist. In beiden Fällen enthält das offene Rhabdom sechs äußere Rhabdomere, die im Querschnitt in der Form eines Sechsecks mit nach dorsal und ventral weisenden Ecken angeordnet sind. Die beiden dorsal und ventral angeordneten Rhabdomere haben eine dorso-ventrale oder vertikale Mikrovillus-Vorzugsrichtung und werden aufgrund ihres regelmäßig größeren Durchmessers in dieser Arbeit als



Abb. 1: Frontalansicht von *Gerris lacustris* (13-fache Vergrößerung).

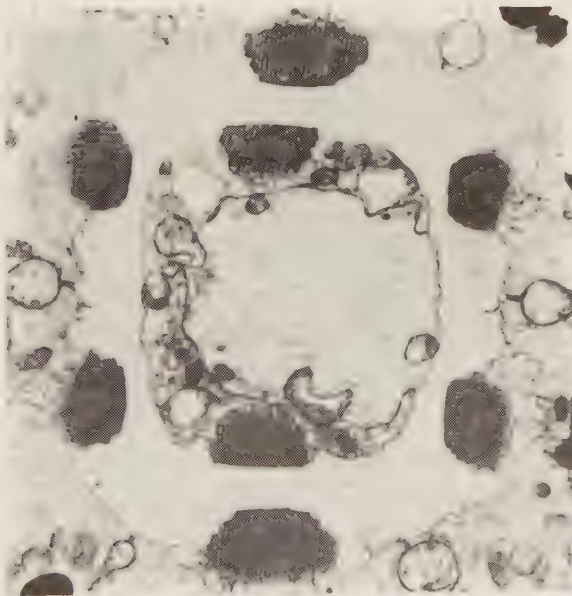


Abb. 2: Querschnitt durch den proximalen Teil des Rhabdoms von Ommatidien des lateralen Augenbereichs. Die beiden zentralen Rhabdomere werden von der proximalen Sehzelle ausgebildet. Die Abbildung ist so orientiert, daß die dorso-ventrale Richtung von oben nach unten, die cranio-caudale von links nach rechts weist. Elektronenoptische Vergrößerung 7000:1, Endvergrößerung 14000:1 (Schneider and Langer, 1969).

große äußere Rhabdomere bezeichnet. Die Mikrovilli der vier kleineren äußeren Rhabdomere sind horizontal, parallel zum Augenäquator ausgerichtet. Während im dorsalen und lateralen Augenbereich die äußeren Rhabdomere in dieser Anordnung gleichmäßig über die ganze Rhabdomlänge nebeneinander herlaufen, sind im ventralen Augenbereich die vier kleinen äußeren Rhabdomere nur in der distalen Hälfte des Rhabdoms ausgebildet. Ihr Anteil am Gesamt-Rhabdomvolumen ist im Vergleich zum lateralen und dorsalen Augenbereich stark vermindert.

Beim dorso-lateralen Bautyp wird der Zentralteil des Rhabdoms durch die Rhabdomer-tragenden "Außenglieder" von zwei Sehzellen gebildet. Nur eine davon (Nr. 7) reicht unmittelbar bis an die Kristallzellen heran und bildet in der distalen Hälfte des Rhabdoms ein Rhabdomer aus (distales, zentrales Rhabdomer). Ihre Mikrovilli weisen in waagerechte Richtung. Die andere Sehzelle (Nr. 8) bildet zwei Rhabdomere mit dorso-ventral ausgerichteten, zueinander parallelen Mikrovilli nur in der proximalen Hälfte des Rhabdoms aus (proximale, zentrale Rhabdomere). Diese beiden Rhabdomere, die im Bereich der Kontaktzone mit dem zentralen, distalen Rhabdomer zunächst eng beieinanderliegen, weichen dann auseinander, um im proximalen Rhabdomdrittel nah an die großen äußeren Rhabdomere heranzurücken (Abb. 2).

Im ventralen Bautyp wird der ganze Zentralteil des Rhabdoms von dem "Außenglied" der Sehzelle Nr. 8 mit seinen beiden Rhabdomeren gebildet, die vom proximalen Ende der Kristallzellen bis zum basalen Ende des Ommatidiums reichen. In diesem Rhabdom überwiegen die Rhabdomere mit der einen (dorso-ventralen) Tubulusrichtung in ihrer Masse bei weitem. Die sechs äußeren Sehzellen enthalten Pigmentgranula, ebenso die sie umgebenden sekundären Pigmentzellen (Langer, 1975). Die Länge des Gesamtrhabdoms variiert in den drei Augenbereichen ganz erheblich. Während sie im dorsalen Augenteil nur 25 - 30 μm und im ventralen Augenteil zwischen 40 μm (ventrale Augengrenze) und 90 μm (Übergangszone zwischen ventral und lateral)

beträgt, erreichen die Rhabdome im lateralen Augenteil eine Länge von 100 - 110 μ m.

Das Auge von *Gerris* zeigt wie das anderer Hemipteren eine langsame photomechanische Adaptation in Form von Retinomotorik (Eckert, 1968; Walcott, 1975; Wolburg-Buchholz, 1979). Sie zeichnen sich durch umfangreiche Bewegungen der Kristallzellen, der primären Pigmentzellen und der Rhabdomere aus. Während der Dunkeladaptation schieben sich die Rhabdome zwischen die Kristallkegelzellen und drücken die primären Pigmentzellen auseinander, wodurch der Durchmesser der Lichteintrittsöffnung vergrößert wird. Der Prozess der Dunkeladaptation ist innerhalb von drei Stunden vollkommen abgeschlossen. In helladaptiertem Zustand liegen die Rhabdome weiter von der Cornea entfernt, die Kristallzellen bilden einen dünnen Stiel, der von dem dichten Pigment der primären Pigmentzellen umgeben ist. Der Durchmesser der Lichteintrittsöffnung wird stark verringert. Helladaptation erfolgt bei der Wasserwanze *Lethocerus* innerhalb von 40 min mit einer Latenz von etwa 10 min; während dieser Zeit bleibt das Auge noch im Zustand der Dunkeladaptation (Walcott, 1971a).

2.2. Spodoptera exempta

Die Anatomie und Feinstruktur des halbkugelförmigen Facettenauges von *Spodoptera exempta* wurde von Meinecke (pers. Mitteilung) elektronenmikroskopisch untersucht. Nach seinen Befunden zeigt es ähnliche Strukturmerkmale wie das eucone Superpositionsauge von *Deilephila elpenor* (Welsch, 1977). Sehzellfortsätze reichen bis an die kurzen Ausläufer der Kristallkegel heran, umgeben von sekundären Pigmentzellen, in denen bei Adaptation Pigmentgranula in longitudinaler Richtung wandern. Pigmenthaltige primäre Pigmentzellen umschließen die Kristallkegel, das Pigment der sekundären Pigmentzellen liegt im dunkeladaptierten Zustand weit distal im Kristallkegelbereich. Die

"clear-zone" ist etwa $160\text{ }\mu\text{m}$ dick; die sich nach proximal anschließende Retina hat eine Dicke von etwa $100\text{ }\mu\text{m}$. Die Rhabdome, deren Durchmesser distal etwa $10\text{ }\mu\text{m}$ und proximal etwa $6\text{ }\mu\text{m}$ beträgt, sind im proximalen Bereich auf etwa zwei Drittel ihrer Gesamtlänge von einem Tapetum eingehüllt, das aus interommatidial verlaufenden Tracheolen gebildet wird. Acht Sehzellen bauen das geschlossene Rhabdom auf. Im oberen Drittel wird es vorwiegend von dem Rhabdomer einer Sehzelle, der distalen Zelle, gebildet. Daran anschließend formen sechs gleichartige Rhabdomere den im Querschnitt sternförmigen medialen Rhabdombereich, worauf sich proximal im letzten Fünftel der Rhabdomlänge das Rhabdomer der proximalen Zelle hinzugesellt, das in diesem Bereich im Querschnitt den größten Flächenanteil hat und am proximalen Rhabdome allein noch vorhanden ist.

3. Tiermaterial

3.1. Gerris lacustris

Die adulten Versuchstiere wurden während der warmen Jahreszeit auf Teichen in der Umgebung von Bochum gefangen. Für die Wintermonate wurden Anfang Oktober jeweils etwa 300 Tiere gefangen und in Terrarien mit feuchter Walderde und kleinen Wasserflächen bei 8°C in einem Hell-Dunkelrhythmus von 12/12 Std. gehältert. Die Wasserläufer nahmen in dieser Zeit angebotene Nahrung in Form von Kleininsekten, die auf die Wasseroberfläche gegeben wurden, nicht an. Der größte Teil der Tiere saß vielmehr bewegungslos zwischen Erdbrocken und an Laubresten. Ein Einfluß der Hälterungsbedingungen auf die Versuchsergebnisse ließ sich nicht feststellen.

3.2. Spodoptera exempta

Tiere der Art *Spodoptera exempta* wurden vom ICIPE, Nairobi (Kenia) zur Verfügung gestellt und in Bochum unter Laborbedingungen bei Zimmertemperatur und natürlichem, den Jahreszeiten entsprechenden Hell-Dunkelrhythmus gezogen, wobei die Aufzucht der Larven auf jungem Weizen erfolgte.

4. Methoden

4.1. Elektrophysiologie

4.1.1. Apparatur

Es wurden zwei ähnliche Versuchsaufbauten (a, b) verwandt (Abb. 3), deren unterschiedliche Eigenschaften an den gegebenen Stellen dargestellt werden.

Als Lichtquelle diente in beiden Fällen eine Xenonhochdrucklampe (XBO 2001, Fa. OSRAM). Die langwellige Strahlung (>700 nm) wurde durch Wasserküvetten und Wärmeabsorptionsfilter (KG3, SCHOTT, Mainz) absorbiert. Die monochromatischen Testlichter im Strahlengang I wurden durch 20 Interferenzfilter (SCHOTT, Mainz) gewonnen, die in einem Filterrad FR befestigt waren. Die so erzeugten monochromatischen Lichter (a: 338, 352, 370, 388, 400, 420, 438, 443, 461, 463, 480, 485, 498, 509, 514, 530, 550, 566, 589, 608 nm; b: 389, 408, 419, 433, 449, 463, 483, 498, 515, 524, 538, 552, 573, 581, 604, 613, 628, 642, 657, 678 nm) waren mit einer Thermosäule (KIPP & ZONEN, Registrierung mit einem Nanovoltmeter von KEITHLEY) nahezu quantengleich abgestimmt. (Die rechnerische Korrektur der Ergebnisse auf gleiches Quantenniveau wird in 4.1.4.beschrieben)

Die Strahlengänge SG II (Versuchsaufbau a) bzw. SG II und SG III (Versuchsaufbau b) dienten zu chromatischen Adaptationen. Sie wurden durch Metallspiegel bzw. durch 50 % durchlässige Spiegel (Neutralgraufilter Fa. BALZER) umgelenkt. Farbige Lichter konnten mit Hilfe von Interferenzfiltern und Kantenfiltern (SCHOTT, Mainz) erzeugt werden.

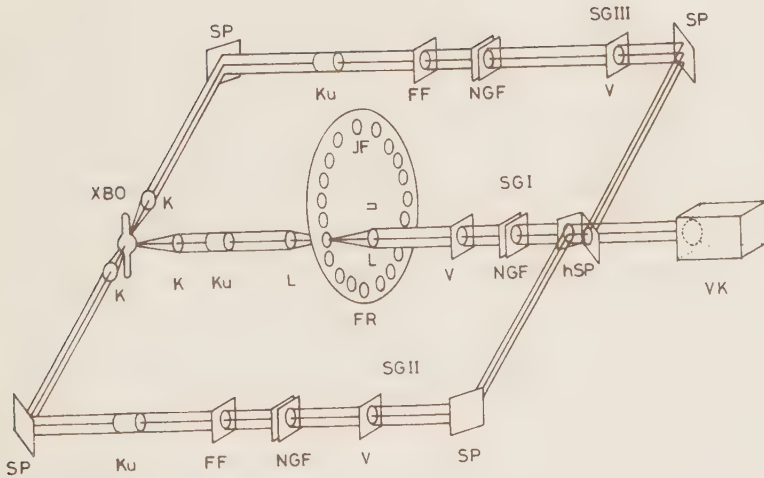


Abb. 3: Schematische Darstellung der electrophysiologischen Versuchsaufbauten (a, b). FR Filterrad, FF Farbfilter (Interferenzfilter, Kantenfilter), hSP halbdurchlässiger Spiegel, JF Interferenzfilter, K Quarzkondensor, Ku Wasserküvette, L Quarzlinse, NGF Neutralgraufilter, SG I-III erster bis dritter Strahlengang, SP Metallspiegel, V Photoverschluß, VK Versuchskammer, XBO Xenonhochdrucklampe XBO 2001.

In den einzelnen Strahlengängen wurde das Licht der Xenonlampe durch Quarzkondensoren und Quarzlinsen schwach gebündelt. Alle Strahlengänge konnten durch Neutralgraufilter (Fa. BALZER) abgeschwächt und durch Compurverschlüsse unterbrochen werden.

Die Versuchskammer war in einem Falle (a) mit einer runden Quarzmattscheibe $\varnothing$ 15 mm versehen, die als Reizfeld diente und durch die beiden Strahlengänge gleichmäßig ausgeleuchtet wurde. Bei Versuchsaufbau b fiel ein Strahlenbündel von 10 mm Durchmesser durch eine Bohrung direkt in die Versuchskammer. Die Verstärkung und Registrierung der elektrischen Antworten erfolgte mit einem Oscilloscop (TEKTRONIX 502 A) und einer Filmkamera (Frequentophot, ZEISS).

Alle Versuche wurden bei Raumtemperatur und unter Zufuhr von angefeuchtetem Sauerstoff in die Versuchskammer durchgeführt.

Für die Experimente mit Gerris wurden die Anordnung a, mit Spodoptera die beiden Versuchsanordnungen a und b benutzt.

4.1.2. Messung an Gerris

4.1.2.1. Präparation und Ableittechnik

Die Präparation erfolgte bei Weißlicht unter Beobachtung durch ein ZEISS-Binokular bei 10 - 40-facher Vergrößerung. Die Tiere wurden mit einer Rasierklinge dekapitiert, die Antennen entfernt und der Kopf durch das Hinterhauptsloch auf einen chlorierten Silberdraht ($\emptyset$: 0,5 mm) gesteckt, der als indifferente Elektrode diente. Mit einer elektrolytisch angespitzten Insektennadel erfolgte an der vorderen Augengrenze des lateralen Bereiches eine Perforation der Cornea. In dieses kleine Loch wurde ein chlorierter Silberdraht ($\emptyset$: 0,05 mm) als differente Elektrode wenige Zehntel Millimeter weit eingeführt.

4.1.2.2. Meßprogramm

Für die Messungen an Gerris wurde die Versuchsanordnung a) benutzt. Die Bestimmung der spektralen Empfindlichkeit erfolgte mit den 20 monochromatischen Testlichtern im Strahlengang SG I (Reizdauer: 0,2 sec; Reizfolge: 0,6 Hz), die in der Reihenfolge wechselnd entweder von kurzwellig nach langwellig oder von langwellig nach kurzwellig durchfahren wurden. Jeweils 2 - 3 solchen Durchläufen zur Aufnahme der spektralen Wirksamkeitskurve folgte eine Serie von Durchläufen, bei denen 3 oder 4 Testreize (z.B. 352, 420, 461, 530 nm) nacheinander in Stufen von 0,5 Intensitätseinheiten (50 % Neutralgraufilter) zur Bestimmung von Intensitäts-Antwortkurven abgeschwächt wurden. Danach erfolgte nochmals wie zu Beginn die Re-

gistrierung einiger Durchläufe, deren Ergebnisse zusammen mit denen vom Anfang der Serie zu einer spektralen Wirksamkeitskurve gemittelt wurden.

Zur chromatischen Helladaptation wurden im Strahlengang SG II wahlweise die Interferenzfilter 450 und 586 nm und der Kantenfilter OG 570 benutzt. Der Verlauf der Dunkeladaptation nach chromatischer Helladaptation wurde mit Hilfe von Testreizen konstanter Wellenlänge (461 nm, 550 nm; Reizdauer: 200 msec; Reizfolge: 0,1 Hz) beobachtet, die in SG I verliefen.

Die Größe des gereizten Augensektors wurde variiert, indem die Entfernung des Präparates von der als Reizfeld dienenden Quarzmattscheibe verändert wurde. Für die Charakterisierung der verschiedenen Augenbereiche befand sich der als indifferente Elektrode dienende Silberdraht zentral auf einem zylinderförmigen Präparathalter, der mit einer zentralen Bohrung auf der Unterseite frei drehbar auf einem Stift im Mittelpunkt der runden Versuchskammer aufgesetzt war. Dadurch war der zu untersuchende Augenteil bei einer Drehung des Präparathalters immer im Mittelpunkt der Kammer, und es wurde eine konstante Lage des Auges zur Reizquelle erreicht. Bei einem Durchmesser der Versuchskammer von 40 mm ergab sich ein ausgeleuchteter Augensektor von 40° - 45° .

Bei allen anderen Versuchen befand sich die indifferente Elektrode und damit der Kopf in 6 mm Abstand zum Quarzglas. Dadurch wurde ein Augensektor von etwa 100° direkt bestrahlt, wobei der laterale Augenteil immer zum Reizfeld gerichtet angeordnet war.

4.1.3. Messung an Spodoptera

4.1.3.1 Präparation und Ableittechnik

Alle Präparationsschritte erfolgten bei Rotlicht (Kantenfilter RG 640, SCHOTT, Mainz) unter Beobachtung durch ein ZEISS-Binokular (Vergr.: 10x - 40x). Die Tiere, die für mindestens eine Stunde dunkeladaptiert worden waren, wurden mit einer Rasierklinge dekapitiert und die Antennen und Mundwerkzeuge abgeschnitten. Um die optischen Ganglien auszuschalten, wurde etwa 1 μ l 1 % Procain in 0,8 % NaCl-Lösung durch die Rüsselscheide injiziert, wobei das Entweichen von Hämolymphe aus dem Hinterhauptsloch einen möglichen Überdruck in der Kopfkapsel verhinderte. Der Kopf wurde durch die Rüsselscheide auf einen chlorierten Silberdraht ($\emptyset$: 0,5 mm) gesteckt, der als indifferente Elektrode diente, und mit Krönigskitt befestigt. Der größte Teil des dioptrischen Apparates zusammen mit dem distalen Pigment, das im dunkeladaptierten Zustand weit distal konzentriert lagert, wurden mit einem Schnitt zusammen mit der Cornea entfernt und die freiliegende Retina mit 5 % Glucose in 0,8 % NaCl-Lösung gespült. Ein chlorierter Silberdraht ($\emptyset$: 0,05 mm) mit kurz abgebogener Spitze wurde als differente Elektrode parallel zur Cranio-caudal-Richtung flach auf die Retina gelegt, wobei der Ort des knappen Eintauchens der Elektrodenspitze in die Retina für die Untersuchung der verschiedenen Augenbereiche variiert wurde. Die Retina wurde mit einem Deckglassplitter abgedeckt (Versuchsanordnung a: Quarzglas) und am Rande zur ringförmigen Corneahülle mit Silikon abgedichtet.

4.1.3.2 Meßprogramm

Die Messungen an Spodoptera wurden in beiden Versuchsanordnungen a)

und b) durchgeführt. In beiden Anordnungen verlief die Aufnahme der spektralen Empfindlichkeitskurven ganz analog zum Vorgehen bei Gerris (s. 4.1.2.2.). Zur chromatischen Helladaptation stand in der Anordnung b) neben SG II ein zweiter Strahlengang SG III zur Verfügung. In SG II wurden die Linienfilter 450 nm und 490 nm und die Kantenfilter BG 450 und GG 550 benutzt, während SG III zur Helladaptation mit rotem Licht (RG 640) diente.

4.1.4. Mathematische Auswertung

Die relative spektrale Empfindlichkeit ist der reziproke Wert des Faktors $f(\lambda)$, um den die Intensität $I(\lambda)$ (relative Quantenzahl) eines Testlichtes der Wellenlänge λ erhöht werden muß, um eine bei allen Wellenlängen im Vergleich zur maximal wirksamen Wellenlänge $\lambda_{\max}$ gleichgroße Antwort $P(\lambda) = P(\lambda_{\max})$ hervorzurufen (Autrum and von Zwehl, 1964).

$$\text{rel.s.S.} = 1/f(\lambda) = J(\lambda_{\max}) / J(\lambda) \quad (1)$$

Nach Hamdorf und Schwemer (1975) kann die spektrale Empfindlichkeitskurve aus der spektralen Wirksamkeit $P(\lambda)$ quantengleicher Lichter und der Intensitäts-Antwort-Kurve (P-J Funktion) $h_{\lambda_{\max}}$ bestimmt werden, wenn die P-J Funktionen h_{λ} für alle λ bei logarithmischer Auftragung ($h_{\lambda} = g_{\lambda} \circ \log$) eine identische Form besitzen. In diesem Falle sind die g_{λ} im Vergleich zu $g_{\lambda_{\max}}$ zu höheren Intensitäten verschoben, und das Ausmaß dieser Verschiebung korrespondiert mit $f(\lambda)$.

Zur Ableitung der Formel für die Berechnung der spektralen Empfindlichkeit werden folgende mathematische Begriffe und Symbole benutzt:

Eine Funktion $F: M \longrightarrow N$ ist eine eindeutige
 $x \longrightarrow y$

Zuordnung von Elementen der Menge M , die die Bezeichnung x tragen, zu Elementen y der Menge N . Jedes x besitzt also nur ein $y = F(x)$. Besitzt jedes $y = F(x)$ auch nur ein Urbild x , und liegt der Bildbereich Y des Definitionsbereiches X , der eine Teilmenge von M ist, ganz in N , so ist F auf X eineindeutig und es existiert die Umkehrfunktion F^{-1} auf Y . Für F und F^{-1} gilt, daß sie bei einer Hintereinanderschaltung die identische Funktion oder Einsfunktion ergeben:

$$F^{-1}(F(x)) = F^{-1} \circ F(x) = x \text{ bzw. } F(F^{-1}(y)) = F \circ F^{-1}(y) = y$$

bzw. kürzer: $F^{-1} \circ F = F \circ F^{-1} = \text{id}$

Die spektrale Wirksamkeit $P(\lambda)$ stellt eine Funktion der elektrischen Antworten von den Wellenlängen quantengleicher Lichter (rel. Quantenzahl: $n(\lambda) = \text{const.}$) dar.

$$\begin{array}{ccc} P: & \lambda & \longrightarrow P \\ & \text{nm} & \longrightarrow \text{mV} \end{array}$$

Die P-J Funktionen h_λ , aufgenommen bei jeweils einer konstanten Wellenlänge λ , lassen sich beschreiben als:

$$\begin{array}{ccc} h_\lambda: & J & \longrightarrow P \\ & n & \longrightarrow \text{mV} \end{array} \quad \text{bzw. als:}$$

$$h_\lambda = g_\lambda \circ \log: J \xrightarrow{\log} \log J \xrightarrow{g_\lambda} P$$

Da h_λ und g_λ in einem gewissen Intensitätsbereich, der die Null nicht umfaßt, eineindeutig sind, lassen sich dort die Umkehrfunktionen bilden:

$$\begin{array}{ccc} h_\lambda^{-1} = \log^{-1} \circ g_\lambda^{-1} : & P & \longrightarrow J \\ & \text{mV} & \longrightarrow n \end{array}$$

h_λ^{-1} gibt die rel. Quantenzahl n an, die nötig ist, um bei der festen Wellenlänge λ eine elektrische Antwort in bestimmter Höhe zu erhalten.

Die einzelnen g_λ (h_λ auf der logarithmischen Intensitätsskala) seien parallel verschoben. Daraus folgt für g_λ^{-1} bzw. für h_λ^{-1} , daß sie bis auf ein konstantes additives bzw. multiplikatives Element identisch sind:

$$g_{\lambda_i}^{-1} = g_{\lambda_j}^{-1} + c, \quad h_{\lambda_i}^{-1} = h_{\lambda_j}^{-1} \cdot 10^c \quad (2)$$

Im weiteren wird $g^{-1} := g_{\lambda_{\max}}^{-1}$ bzw. $h^{-1} := h_{\lambda_{\max}}^{-1}$ benutzt.

Die Eindeutigkeit der Bestimmung der rel.s.S., unabhängig von der Wahl der g_λ^{-1} bzw. h_λ^{-1} , ergibt sich mit (2) sofort dadurch, daß der konstante Faktor 10^c in (3) durch Kürzen wegfällt.

Nun läßt sich aus der charakteristischen Funktion $P(\lambda)$ und der Umkehrfunktion der charakteristischen P-J Funktion h , das ist h^{-1} , die charak-

teristische Funktion $J^*(\lambda)$ bestimmen:

$$J^* = h^{-1} \circ P : \quad \lambda \xrightarrow{P} P \xrightarrow{g^{-1}} \log J \xrightarrow{\log^{-1}} J$$

$\text{nm} \xrightarrow{\hspace{10em}} n$

$J^*(\lambda)$ bezeichnet die relative Quantenzahl, die nötig ist, um mit Licht der festen Wellenlänge $\lambda_{\max}$ eine gleich große elektrische Antwort hervorzurufen wie mit der Testwellenlänge λ . Damit ist aber

$$f(\lambda) = J^*(\lambda_{\max}) / J^*(\lambda)$$

der Faktor, um den die Intensität der Testwellenlängen (die im Versuch quantengleich sind) erhöht werden müsste, um mit all diesen Wellenlängen eine im Vergleich zur maximal wirksamen Wellenlänge $\lambda_{\max}$ gleich große Antwort zu erzeugen. Für die Berechnung der relativen, spektralen Empfindlichkeit ergibt sich somit:

$$\text{rel.s.S.} = 1/f(\lambda) = J^*(\lambda) / J^*(\lambda_{\max}) \quad (3)$$

Die Meßlichter für die Messung der spektralen Wirksamkeit waren allerdings nicht vollkommen quantengleich abgeglichen. Aus diesem Grunde mußte bei der Berechnung der rel.s.S. eine Korrektur erfolgen:

Die spektrale Wirksamkeit P_m ist in diesem Falle eine Funktion von zwei Variablen: $P(\lambda, n_m(\lambda))$. $n_m(\lambda)$ bezeichnet die relativen Quantenzahlen der Meßlichter, die mit einer Thermosäule ermittelt wurden.

Der Betrag, um den sich die elektrische Antwort P_s auf die λ -unabhängige Standard-Quantenzahl n_s verändert, läßt sich mit der P-J Funktion h bestimmen:

$$\begin{aligned} P_s &= P(\lambda, n_m(\lambda)) - g(\log n_m(\lambda) - \log n_s) \\ &= P_m - h(n_m/n_s) \end{aligned}$$

Daraus folgt für die charakteristische Funktion J_s^* :

$$\begin{aligned} J_s^* &= h^{-1}(P_s) \\ &= h^{-1}(P_m - h(n_m/n_s)) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
 &= \log^{-1}(g^{-1}(P_m) - g^{-1} \circ h(n_m/n_s)) \\
 &= h^{-1}(P_m) / h^{-1} \circ h(n_m/n_s) \\
 &= J_m^* \quad n_s/n_m
 \end{aligned}$$

Für die relative spektrale Empfindlichkeit ergibt sich somit:

$$\text{rel.s.S.} = \frac{J_s^*(\lambda)}{J_s^*(\lambda_{\max})} = \frac{J_m^*(\lambda) \quad n_m(\lambda_{\max})}{J_m^*(\lambda_{\max}) \quad n_m(\lambda)} \quad (4)$$

4.2. Photometrie

4.2.1. Apparatur

4.2.1.1. Mikrospektrometer

Für die Messungen der Rhabdome bei Gerris und Spodoptera wurde ein Zweistrahl-Mikrospektrometer benutzt (Abb. 4). Als Lichtquelle diente eine 450 W Xenonlampe mit einem ZEISS MM12 Doppelmonochromator. Das in einen Meß- und einen Referenzstrahl aufgesplattene Lichtbündel wurde durch eine Sektorenscheibe alternierend mit einer Frequenz von 50 Hz gechoppt. Während der Meßstrahl das Mikroskop durchlief, wurde der Referenzstrahl außerhalb geführt und erst kurz unterhalb des Photomultipliers wieder eingespiegelt. In diesem entstand eine alternierende Folge von Referenz- und Meßsignalen, die elektronisch weiterverarbeitet wurden. Die Hochspannung am Multiplier wurde so geregelt, daß die Amplitude des Referenzsignals konstant blieb (10^{-7} A). Meß- und Referenzsignal wurden elektronisch miteinander verglichen und ergaben digitale Zahlenwerte als lineare Funktion der Lichttransmission durch das Meßobjekt.

Das Mikroskop war mit zwei ZEISS-Ultrafluor Objektiven ausgestattet, eines (100x/0,8 Glycerin)diente als Objektiv, das andere (32x/0,8) wurde zusammen mit einem UV-Projektiv (K 10:1) als Kondensor benutzt. Eine veränderliche runde Blende wurde durch den Kondensor in die Objekzebene abgebildet. Der Durchmesser des projizierten Lichtflecks konnte zwischen 5 μ m und 50 μ m variiert werden. Eine Blende vor dem Multiplier begrenzte die auf die Photokathode projizierte Objekzebene auf einen Kreis von 10 μ m Durchmesser. Das Gerät durchlief ein Spektrum von 700 nm bis 300 nm in 4 sec, während der Monochromatorspalt verändert wurde, um die spektrale Bandbreite konstant zu halten.

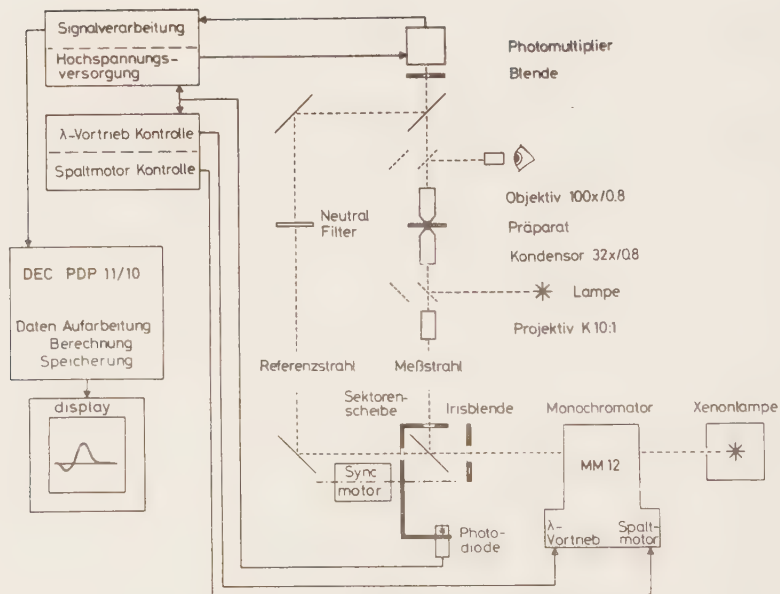


Abb. 4: Schematische Darstellung des Zweistrahl-Mikrospektrometers.

Während eines Durchlaufes wurden 200 Transmissionswerte an einen PDP 11/10-Computer geleitet, der die Meßdaten rechnerisch aufarbeitete und speicherte.

Monochromatische Adaptationen des Präparates (gewöhnlich 2 min) wurden mit dem Meßlichtstrahl durchgeführt, wobei höhere Lichtintensitäten durch Öffnen des Monochromatorspaltes und Anhalten der Sek-torenscheibe erreicht wurden. In den Fällen, in denen eine Kühlung des Präparates erfolgte, wurden Trockeneisstücke auf die Enden des Metall-Objektträgers gelegt. Die Glycerinimmersion des Kondensors und des Objektives verhinderte das Beschlagen der Optik und der Deckgläser.

4.2.1.2. Mikrophotometer

Mikrophotometrische Messungen an einzelnen Rhabdomeren in den Augen von Gerris wurden mit einem ZEISS-Mikrophotometer MPM 1 durchgeführt. Das Meßlicht wurde von einer 60 W Wolframleuchte geliefert, zur Adaptation diente eine XBO (150 W). Das Meßlicht, das mit einer Frequenz von 100 Hz unterbrochen wurde, erreichte das Präparat durch einen Achromat-Aplanat Kondensor (Pol 1.3, ZEISS). Eine Leuchtfeldblende beschränkte die Ausleuchtung des Präparates auf eine kreisförmige Fläche von 25 μ m Durchmesser. Ein beleuchtetes Rhabdomer wurde mit einem Objektiv (Pol 100x/1,25 Öl, ZEISS) und einem Okular (10x, ZEISS) durch eine Lochblende auf die Photokathode eines Photomultipliers abgebildet.

Das Spannungssignal des Photomultipliers wurde verstärkt und als optische Transmission von einem Potentiometer-Schreiber (BECKMAN) über der Zeit registriert.

Monochromatische Lichter wurden mit Hilfe von Interferenzfiltern (SCHOTT, Mainz) erzeugt, die mit einer Haltevorrichtung zwischen Leuchtfeldblende und Kondensor eingeschoben werden konnten. Neutralgraufilter (BALZER) dienten zur Abschwächung der Meßlichter.

Alle Messungen erfolgten bei Raumtemperatur.

4.2.2. Messung an Gerris

4.2.2.1. Präparation

Es wurden Schnittpräparate der Augen hergestellt, die eine orthodrome Durchleuchtung der Ommatidien (in physiologischer Richtung längs der optischen Achse) gestattete (Abb. 5). Zu Beginn der Präparation waren die Tiere nach der nächtlichen Dunkelphase dunkeladaptiert. Alle Präparationsschritte erfolgten bei Weißlicht unter Beobachtung durch ein ZEISS-Binokular bei Vergrößerungen zwischen 10x und 40x. Die Versuchstiere wurden mit einer Rasierklinge dekapitiert, Rüssel und Antennen wurden abgeschnitten und der Kopf durch einen Sagittalschnitt median durchtrennt. Gehirn und Pharynxanteile wurden entfernt und die verbliebene Chitin-Kopfkapsel mit dem seitlich herausragenden halbkugelförmigen Auge in 1 % Glutaraldehyd-Lösung (in 1/15 m Phosphatpuffer pH 7,1) für 3 Std. bei 4°C in Dunkelheit vorfixiert. Der erste Präparationsschritt dauerte etwa 1 min. Es ist daher anzunehmen, daß die Augen bezüglich der retinomotorischen Adaptationsvorgänge im helladaptierten Zustand verblieben. Anschließend wurde das überschüssige Glutaraldehyd durch Überführung der Präparate in 1/15 m Phosphatpuffer, pH 7,1 für mindestens 30 min ausgewaschen.

Das Schneiden der Augen erfolgte mit einer vibrierenden Rasierklinge. Eine Rasierklinge steckte waagrecht in einem Plastikrohr, das zentral auf die Membran eines Lautsprechers (Impedanz 8Ω, Leistung 0,5 W) aufgeklebt worden war. Dieses System (Lautsprecher, Rasierklinge) ließ sich durch eine Mikrometerschraube in vertikaler Richtung verstellen. Der Lautsprecher wurde mit einem Frequenzgenerator durch Rechteckimpulse (Frequenz ca. 800 Hz) in waagerechter Richtung in Schwingung versetzt. Ebenfalls in waagerechter Position befand

a



b

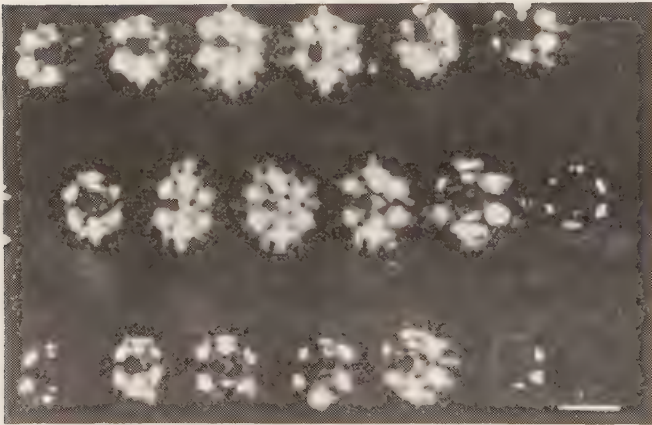


Abb. 5: Abkappräparat vom lateralen Bereich des Auges von *Gerris lacustris*; Aufsicht auf die Schnittfläche bei orthodromer Beleuchtung durch eine kreisrunde Lochblende.

a) Gesamtansicht; Lichtmikroskopische Vergrößerung (LV) 100:1, Endvergrößerung (EV) 125:1.

b) Ausschnitt aus dem Bereich durchstrahlter Ommatidien; LV 1000:1, EV 1100:1.

Die dorso-ventrale Richtung weist in den Abbildungen von oben nach unten, die cranio-caudale Richtung von links nach rechts.

sich im rechten Winkel zu der Rasierklinge ein Metallträger, der durch einen Mikromanipulator auf die Rasierklinge hingeschoben werden konnte. Der Kreuzungspunkt des Metallträgers und der Klinge befand sich im Blickfeld des Binokulars.

Der halbierte, anfixierte Kopf wurde mit Glaskitt nach Krönig so auf den Metallträger geklebt, daß der Augenäquator senkrecht auf einer waagerechten Ebene stand. Der Metallträger wurde unter die Rasierklinge gefahren, diese soweit abgesenkt, bis sie das Auge gerade berührte, und nach Zurückfahren des Kopfhalters um $150 - 200 \mu\text{m}$ abgesenkt. Durch einen langsamen Vorschub des Metallträgers wurde das Auge dann von der vibrierenden Rasierklinge in einer Zeit von etwa 5 min durchtrennt. Während dieses Vorgangs erfolgte eine dauernde Benetzung der Klinge und des Auges mit $1/15 \text{ m}$ Phosphatpuffer pH 5,5.

Der abgekappte Augenteil wurde in einem Tropfen Phosphatpuffer mit einer Pasteurpipette auf ein Deckglas überführt und mit flüssiger Agar-Lösung (1 % Agar-Agar in $1/15 \text{ m}$ Phosphatpuffer pH 5,5; flüssig bei 34°C , fest bei 25°C) unter einem kleinen, am Rande silikonierten Deckglas eingedeckt.

4.2.2.2. Meßverfahren

Mikrospektralphotometrische Messungen erfolgten bei orthodromer Beleuchtung an einzelnen Ommatidien des lateralen Augenbereiches, die im mikroskopischen Bild das Rhabdomermuster des proximalen Retinaabschnittes zeigten (Abb. 5b). Dieses Bild deutete auf einen im Präparat verbliebenen Anteil von mehr als 50 % der Gesamtlänge des Rhabdoms hin.

In vielen Fällen erschienen einzelne Rhabdomere dunkler als andere oder waren teilweise durch verlagerte Pigmentgranula verdeckt. Ommatidien, die eine einseitige Ausleuchtung des Rhabdoms und das Auftauchen des bilateralsymmetrischen Intensitätsmusters der zweiten Mode bei einzelnen Rhabdomeren zeigten, wurden nicht vermessen. In diesen Fällen war zu erwarten, daß durch einen zu großen Lichteinfallswinkel der Anteil der in den Rezeptoren fortgeleiteten und damit zur Absorption durch Sehfarbstoffe zur Verfügung stehenden Lichtenergie zu gering war (Snyder, 1975b).

Mikrophotometrische Messungen an einzelnen Rhabdomeren wurden dann durchgeführt, wenn die sie enthaltenden Ommatidien den eben geschilderten Bedingungen genügten. Eine Ausnahme bildete die Untersuchung des zentralen, distalen Rhabdomers. In diesem Falle zeigte das mikroskopische Bild in einem Ommatidium ein zentrales ausgeleuchtetes Rhabdomer, während benachbarte Ommatidien mit zwei zentralen Rhabdomeren darauf hinwiesen, daß dieses eine zentrale, distale Rhabdomer in seiner Länge fast vollständig erhalten war.

4.2.2.3. Meßprogramm

4.2.2.3.1. Mikrospektrometrie

Die Präparate wurden in alternierender Reihenfolge mit monochromatischen Lichtern der Wellenlängen 580 nm/450 nm bzw. 500 nm/350 nm für 2 min adaptiert. Anschließend wurde die optische Transmission eines Ommatidiums zwischen 700 nm und 300 nm in einer Schrittweite von 2 nm bestimmt und Extinktionsdifferenzkurven zwischen je einem Adaptationszustand und dem darauf folgenden errechnet.

4.2.2.3.2. Mikrophotometrie

Zu Beginn wurden verschiedene photochemische Gleichgewichte der Sehfärbstoffsysteme abwechselnd durch sättigende Belichtung mit zwei verschiedenen monochromatischen Lichtern bei gleichzeitiger Registrierung der optischen Transmission eingestellt. Die Wellenlängen der paarweise benutzten Lichter waren 521 nm/449 nm, 586 nm/486 nm und 486 nm/350 nm. Zeigte sich im Verlauf einer Belichtung eine Transmissionsänderung, so konnte auf die Anwesenheit eines durch diese Wellenlängen photokonvertierbaren Sehfärbstoffsystems geschlossen werden.

In diesen Fällen wurde die optische Transmission der Rhabdomere bei verschiedenen Wellenlängen des Lichtes für je zwei unterschiedliche Adaptationszustände bestimmt. Die Messung der 2 großen äußeren Rhabdomere erfolgte bei den Wellenlängen λ_i ($1 \leq i \leq 13$): 413 nm, 420 nm, 441 nm, 443 nm, 458 nm, 471 nm, 486 nm, 498 nm, 521 nm, 537 nm, 551 nm, 570 nm, 586 nm. Die 4 kleineren äußeren Rhabdomere wurden bei λ_i ($1 \leq i \leq 14$): 413 nm, 420 nm, 441 nm, 458 nm, 471 nm, 486 nm, 498 nm, 521 nm, 537 nm, 551 nm, 570 nm, 586 nm, 608 nm, 640 nm gemessen. Die Intensitäten der Meßlichter wurden so gering wie möglich gehalten. Die Wellenlängen der einzelnen Paare von Adaptationslichtern ($\lambda^{(1)}$, $\lambda^{(2)}$) waren 570 nm/449 nm, und 586 nm/471 nm.

Der Ablauf der Messung erfolgte in einer bestimmten Reihenfolge: Zunächst wurde das Präparat sättigend mit $\lambda^{(1)}$ adaptiert und anschließend etwa 5 sec lang die Transmission des Rhabdomers bei Meßlicht λ_1 gemessen. Dann wurde bei gleichzeitiger Registrierung der Transmission für 25 sec wieder mit Adaptationslicht $\lambda^{(1)}$ belichtet und danach 5 sec lang die Transmission bei Meßlicht λ_2 bestimmt. Nachdem auf diese Weise die Transmissionswerte für alle Meßlichter λ_i bestimmt worden waren, erfolgte eine sättigende Belichtung mit Adaptationslicht $\lambda^{(2)}$

und die Aufnahme der relativen Transmissionen für die ganze Serie der λ_i von $i = 1$ bis $i = n$. Diese Messung wurde im unmittelbaren Anschluß daran in umgekehrter Reihenfolge von $i = n$ bis $i = 1$ wiederholt. Es folgte eine Adaptationsbelichtung mit $\lambda^{(1)}$ und die Transmissionsmessung bei allen λ_i , wiederum in umgekehrter Reihenfolge, von $i = n$ bis $i = 1$.

Dieser Meßvorgang wurde nach einer eventuell erforderlich gewordenen Korrektur der Schärfeebene im mikroskopischen Bild wiederholt, wobei die erste und die letzte Adaptation mit $\lambda^{(2)}$ und die zweite Adaptation mit $\lambda^{(1)}$ vollzogen wurde.

Durch dieses Meßprogramm mit seinen zwei Durchläufen wurde erreicht, daß innerhalb eines Durchlaufes jeweils zwei Transmissionswerte von gleichen Meßwellenlängen und für gleiche Adaptationszustände in einem identischen Zeitabstand vom Anfang und vom Ende dieses Durchlaufes bestimmt wurden. Wegen dieser Zeitsymmetrie konnte durch Mitteln der logarithmierten, relativen Transmissionswerte eine zeitkonstante Zunahme der Basis-Extinktion des Präparates, die durch eine geringe Verschiebung der Schärfeebene im mikroskopischen Bild fast regelmäßig eintrat, rechnerisch korrigiert werden.

4.2.3. Messung an Spodoptera

4.2.3.1. Präparation

Ziel der Präparation war die Herstellung von Retinapräparaten, die eine orthodrome Durchstrahlung der Ommatidien ermöglichte (Abb. 6). Alle Präparationsschritte erfolgten bei Rotlicht (RG 640, SCHOTT, Mainz) unter Beobachtung durch ein ZEISS-Binokular (Vergr. 10x - 40x). Es wurden 3- 5 Tage alte Imagines verwandt, die für mindestens eine Stunde dunkeladaptiert waren. Die Tiere wurden mit einer Rasierklinge dekapitiert, die Köpfe durch einen Sagittalschnitt halbiert und auf Trockeneis tiefgefroren. Alle weiteren Präparationsschritte wurden auf Trockeneis an gefrorenem Gewebe durchgeführt. Ein Flächenschnitt trennte das Auge vom Rest des Kopfes. Ein weiterer Schnitt durch die Cornea entfernte den dioptrischen Apparat bis auf den Cornearing, der die Retina konzentrisch umgab und hielt, und das distale Pigment, das im dunkeladaptierten Zustand unterhalb der Kristallkegel lagert.

Für die Untersuchungen des distalen Retinabereiches wurde der größte Teil der basalen Retinaregion, in der die Ommatidien von einem Tapetum eingehüllt sind, von proximal schichtweise abgetragen.

Die Herstellung von Präparaten des proximalen Retinaabschnitts erfolgte ähnlich, indem von distal über die tapetumfreie Zone hinaus Gewebe abgetragen wurde. Anschließend wurde von proximal der basale Tapetumabschluß, der von kommunizierenden, interommatidial verlaufenden Tracheolen gebildet wird, mit einem Rasierklingsplitter vorsichtig abgesprengt. Die Präparate wurden in einem Tropfen 0,8 % NaCl-Lösung (pH 5,5) auf ein Deckglas übertragen, wo sie auftauten, und mit einem am Rand silikonierten Deckglassplitter eingedeckt.

a



b

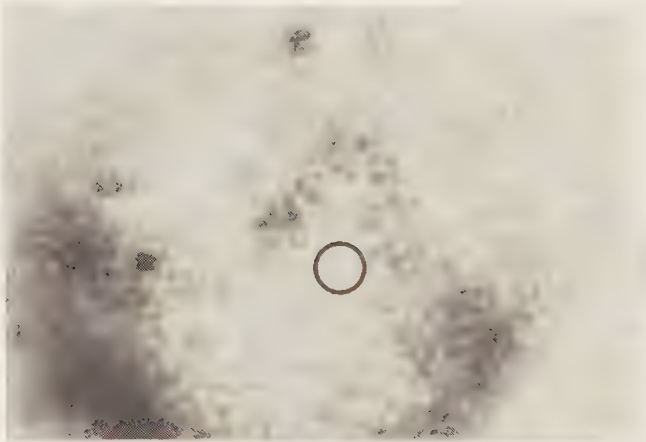


Abb. 6: Schnittpräparat vom lateralen Bereich des Auges von *Spodoptera exempta*; Aufsicht auf die proximale Schnittfläche bei orthodromer Beleuchtung. Die proximalen Retinaanteile sind im Präparat verblieben.

- a) Der Cornearing zusammen mit dem distalen Pigment umgibt konzentrisch den Klarzonenbereich und die Retina; LV 100:1, EV 125:1.
- b) Ausschnitt aus dem Retinabereich mit in Längsrichtung durchstrahlten Ommatidien. Der Ring gibt die Größe des Meßfelds an; LV 400:1, EV 500:1.

4.2.3.2. Meßverfahren

Die Messungen wurden an Retina-Schnittpräparaten bei orthodromer Durchstrahlung durchgeführt. Das Meßfeld umfaßte einen Bereich von sieben Ommatidien, wobei ein zentral liegendes Ommatidium stärker ausgeleuchtet war als die sechs an der Peripherie liegenden (Abb. 6b).

4.2.3.3. Meßprogramm

Die optische Transmission der Meßstellen in den Retinapräparaten wurde im Bereich von 700 nm - 300 nm alle 2 nm nach vorhergehender monochromatischer Adaptation bestimmt. Adaptationen erfolgten mit jeweils zwei Wellenlängen in alternierender Reihenfolge für 2 min. Die Wellenlängen der Adaptationslichter lagen bei 610 nm/520 nm, 580 nm/450 nm, 550 nm/450 nm und 510 nm/350 nm. Aus den Transmissionskurven ($2n + 1 = 21 - 41$) konnten $2n$ Extinktionsdifferenzkurven zwischen einem Adaptationszustand und dem darauf folgenden bestimmt werden.

4.2.4. Mathematische Auswertung

4.2.4.1. Theoretische Grundlagen

Differenzspektren wurden aus zwei nacheinander durchgeführten Transmissionsmessungen mit spektral verschiedenen Meßlichtern (λ_i) berechnet, nachdem die Sehfärbstoffzusammensetzung jeweils durch sättigende Adaptation mit monochromatischem Licht ($\lambda^{(j)}$, $j = 1, 2$) verändert worden war.

Die Transmission des Präparates kann beschrieben werden durch

$$T^{(j)}(\lambda_i) = 10^{-E^{(j)}(\lambda_i)} \quad (1)$$

wobei sich die Extinktion $E^{(j)}(\lambda_i)$ aus der Summe der Hintergrund-Extinktion $E^{(B)}(\lambda_i)$ des Gewebes und der von $\lambda^{(j)}$ abhängigen Extinktion der Sehfärbstoffe $E^{(j)}(\lambda_i)$ ergibt.

$$E^{*(j)}(\lambda_i) = E^{(B)}(\lambda_i) + E^{(j)}(\lambda_i) \quad (2)$$

Da $E^{(B)}(\lambda_i)$ bei verändertem Adaptationszustand konstant bleibt, gilt für das Differenzspektrum

$$\begin{aligned} \Delta E^{1,2}(\lambda_i) &= E^{(1)}(\lambda_i) - E^{(2)}(\lambda_i) = [E^{(1)}(\lambda_i) + E^{(B)}(\lambda_i)] - [E^{(2)}(\lambda_i) + E^{(B)}(\lambda_i)] = E^{*(1)}(\lambda_i) - E^{*(2)}(\lambda_i) = \\ &= \log T^{(2)}(\lambda_i) - \log T^{(1)}(\lambda_i) = \log \frac{T^{(2)}(\lambda_i)}{T^{(1)}(\lambda_i)} \end{aligned} \quad (3)$$

Die Gleichung (3) zeigt, daß für die Berechnung eines Differenzspektrums das Verhältnis von Transmissionen, nicht aber ihre absolute Größe nötig ist.

Unter der Annahme, daß die zur Messung benutzten Retinapräparate in m verschiedenen Rezeptorzellen ($1 \leq i \leq m$) n verschiedene Sehfärbstoffe P_k ($1 \leq k \leq n$) enthalten, die jeweils ein thermostabiles Metarhodopsin M_k besitzen, und wobei jeweils das Farbstoffsystem (P_{kl}, M_{kl})

in der Rezeptorzelle l lokalisiert ist ($n \leq m$), ergibt sich für die Extinktion $E^{(j)}(\lambda_i)$ bei der Testwellenlänge λ_i nach sättigender Vorbelichtung mit $\lambda^{(j)}$:

$$E^{(j)}(\lambda_i) = \sum_{l=1}^m \int_0^{L_l} \eta_l(\lambda_i, x) \cdot [f_{P_{k,l}}(\lambda^{(j)}) \cdot \alpha_{P_{k,l}}(\lambda_i) + f_{M_{k,l}}(\lambda^{(j)}) \cdot \alpha_{M_{k,l}}(\lambda_i)] \cdot C_{k,l}(x) \cdot dx. \quad (4)$$

η_l ist ein wellenlängenabhängiger Faktor, der sich aus den Wellenleitereigenschaften von Rhabdomen bzw. Rhabdomeren ergibt. Er bezeichnet den Teil der Lichtenergie, der innerhalb der Grenzen des Lichtleiters l verläuft und damit zur Absorption durch Sehfärbstoffe zur Verfügung steht (Snyder, 1975). x ist die Koordinate entlang der optischen Achse der Rezeptoren, L_l ihre totale Länge im Präparat. $C_{k,l}(x)$ gibt die Konzentration an Sehfärbstoffmolekülen wieder, $f_{P_{k,l}}$ und $f_{M_{k,l}}$ bezeichnen die Anteile der Rhodopsin- und Metarhodopsinmoleküle. $\alpha_{P_{k,l}}$ und $\alpha_{M_{k,l}}$ sind die Absorptionskoeffizienten von $P_{k,l}$ und $M_{k,l}$.

Falls die zwei Sehfärbstoffmolekülzustände photoisomerisierbar sind und photochemische Gleichgewichte durch sättigende Belichtungen mit $\lambda^{(j)}$, $j = 1, 2$ eingestellt werden, gilt für jedes k, l :

$$f_M(\lambda^{(j)}) = (1 + \Theta \cdot \alpha_M(\lambda^{(j)}) / \alpha_P(\lambda^{(j)}))^{-1} \quad (5a)$$

$$f_P(\lambda^{(j)}) = 1 - f_M(\lambda^{(j)}) \quad (5b)$$

wobei Θ die relative Quantenausbeute, das Verhältnis der Quantenausbeute des Übergangs von M zu P und P zu M bezeichnet. Die Größe von Θ stellt bei allen Berechnungen einen Unsicherheitsfaktor dar. In dieser Arbeit wird $\Theta = 1$, d.h. $\gamma_M = \gamma_P$ angenommen, wie es im Falle des Eledone-Sehfärbstoffsystems gilt (Schwemer, 1969).

Für ein nach (3) errechnetes Differenzspektrum folgt nun aus Gleichung (4) und (5b):

$$\Delta E(\lambda_i) = \sum_{l=1}^m \int_0^{L_l} \eta_l(\lambda_i, x) \cdot \Delta f_{P_{k,l}} \cdot [\alpha_{M_{k,l}}(\lambda_i) - \alpha_{P_{k,l}}(\lambda_i)] \cdot C_{k,l}(x) dx \quad (6)$$

$$\text{mit } \Delta f_P = f_P(\lambda^{(2)}) - f_P(\lambda^{(1)}) \text{ für alle } k, l \quad (7)$$

Der Ausdruck (6) macht deutlich, daß ein gemessenes Differenzspektrum $\Delta E(\lambda_i)$ der Differenz der Absorptionswahrscheinlichkeiten $\alpha_{M_h} - \alpha_{P_h}$ eines Sehfärbstoffsystems P_h, M_h dann am besten entspricht, wenn:

$$i \quad \eta_l(\lambda_i, x) \rightarrow 1 \quad \text{für alle } x, i, l \quad (8)$$

$$ii \quad |\Delta f_{P_h}| \gg |\Delta f_{P_{k,k \neq h}}| \quad (9)$$

$$iii \quad C_h(x) \gg C_{k,k \neq h}(x) \text{ bzw. } L_{h,l} \gg L_{k,l; k \neq h} \quad (10)$$

Die Prämisse i läßt sich bei Gerris experimentell nicht beeinflussen. Beim geschlossenen Rhabdom von Spodoptera scheint sie wegen des großen Lichtleiter-Durchmessers ($\emptyset: 6-10 \mu m$) verwirklicht zu sein.

Prämisse ii kann in einigen Fällen durch geeignete Wahl der Adaptationswellenlängen $\lambda^{(j)}$ ($j = 1, 2$), z.B. bei der Darstellung des UV-Sehfärbstoffsystems, erfüllt werden.

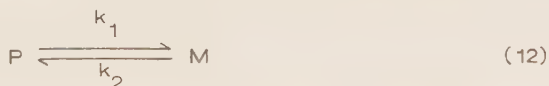
Die Sehfärbstoffmenge im Präparat ist bei Spodoptera präparativ (Abschneiden bestimmter Retinabereiche) und bei Gerris meßtechnisch (Messung an einzelnen Rhabdomeren) einflußbar, so daß sich Vorbedingung iii teilweise gezielt herbeiführen läßt.

Die der Gleichung (6) zugrundeliegende Voraussetzung der Thermostabilität und Interkonvertibilität ($|\Delta f_{P_{k,l}}| = \text{const}$) von Seh- und Folgefärb-

stoffen drückt sich in der Symmetrie zweier nacheinander gemessener Differenzkurven nach Adaptationen mit $\lambda^{(1)}$, $\lambda^{(2)}$ aus:

$$\Delta E^{1,2} = -\Delta E^{2,1} \quad (11)$$

Im folgenden soll noch das dynamische Verhalten von Seh- und Folgefarbstoff (P, M) in einem solchen thermostabilen, photointerkonvertiblen Sehfarbstoffsystem beschrieben werden. Die Photoreaktionen innerhalb des P, M Systems lassen sich in einem Reaktionsschema darstellen:



k_1 und k_2 sind Geschwindigkeitskonstanten von Photoreaktionen mit:

$$k_1 = \alpha_P \cdot \gamma_P \cdot I \quad \gamma_P: \text{Quantenausbeute des Übergangs von P zu M} \quad (13a)$$

$$k_2 = \alpha_M \cdot \gamma_M \cdot I \quad \gamma_M: \text{Quantenausbeute des Übergangs von M zu P} \quad (13b)$$

I: Lichtintensität

K_1 und K_2 sind durch die Proportionalität zu α_P bzw. α_M wellenlängenabhängige Größen.

Die Reaktionen können durch die Differentialgleichungen beschrieben werden:

$$\frac{d f_P(t)}{dt} = -k_1 f_P(t) + k_2 f_M(t) \quad (14a)$$

$$\frac{d f_M(t)}{dt} = k_1 f_P(t) - k_2 f_M(t) \quad (14b)$$

wobei $f_P(t)$ und $f_M(t)$ die relativen Anteile der Rhodopsin- und Metarhodopsinmoleküle zur Zeit t wiedergeben und

$$f_P(t) + f_M(t) = 1 \quad (14c)$$

gilt.

Durch Substitution von $f_P(t)$ in (14b) mit (14c) erhält man

$$\frac{d f_M(t)}{dt} = k_1 - f_M(t) \cdot (k_1 + k_2) \quad (14b^*)$$

Diese Differentialgleichung läßt sich für $0 \leq t < \infty$ eindeutig durch Auflösung der Gleichung

$$\int_{f_M(0)}^{f_M(t)} \frac{d f_M}{k_1 - f_M \cdot (k_1 + k_2)} = \int_0^t dt \quad (15)$$

lösen.

Aus (15) ergibt sich für $f_M(t)$:

$$f_M(t) = \frac{k_1}{k_1 + k_2} + \left[f_M(0) - \frac{k_1}{k_1 + k_2} \right] \cdot e^{-(k_1 + k_2)t} \quad (16a)$$

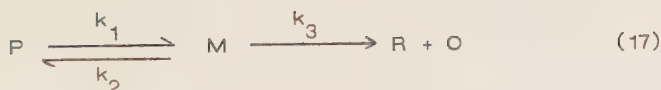
Mit

$$f_M(\infty) := \lim_{t \rightarrow \infty} f_M(t) = \frac{k_1}{k_1 + k_2} \quad (16b)$$

läßt sich (16a) umschreiben in:

$$f_M(t) = f_M(\infty) + (f_M(0) - f_M(\infty)) \cdot e^{-(k_1 + k_2)t} \quad (16c)$$

Treten nun bei nacheinander gemessenen Differenzspektren Unsymmetrien auf und verändern sich bestimmte Kurvenkomponenten, so kann dies auf eine Verminderung an Sehfärbstoffmolekülen innerhalb eines photochemisch konvertiblen Systems deuten. Das nachfolgende Reaktionsschema beschreibt die "Bleichung" von Metarhodopsin zu all-trans Retinal (R) und Opsin (O), die an ein photochemisch konvertierbares Rhodopsin-Metarhodopsinsystem angekoppelt ist:



k_1 bzw. k_2 sind die schon bekannten Geschwindigkeitskonstanten von Photoreaktionen (13a bzw. 13b), des Übergangs von P zu M bzw. des Übergangs von M zu P. k_3 ist die Geschwindigkeitskonstante der Bleichungsreaktion. Es gibt Gründe dafür (siehe Diskussion S. 160) anzunehmen, daß k_3 in dem hier interessierenden Falle in einer gewissen Proportionalität zur Lichtabsorption durch das Metarhodopsin steht und mit:

$$k_3 \approx \alpha_M \cdot I \quad (18)$$

beschrieben werden kann.

Die Reaktionen können durch eine Reihe von Differentialgleichungen beschrieben werden:

$$\frac{d f_P(t)}{dt} = -k_1 \cdot f_P(t) + k_2 \cdot f_M(t) \quad (19a)$$

$$\frac{d f_M(t)}{dt} = k_1 \cdot f_P(t) - k_2 \cdot f_M(t) - k_3 \cdot f_M(t) \quad (19b)$$

$$\frac{d f_R(t)}{dt} = k_3 \cdot f_M(t) \quad (19c)$$

wobei $f_P(t)$, $f_M(t)$ und $f_R(t)$ die relativen Anteile der P, M und R-Moleküle als Funktion der Zeit wiedergegeben und

$$f_P(t) + f_M(t) + f_R(t) = 1 \quad (19d)$$

gilt.

Die Differentialgleichungen machen deutlich, daß ein zu k_1 , k_2 ähnliches oder größeres k_3 das P, M System sehr schnell entleert und photochemische Reaktionen nach kurzer Zeit nicht mehr meßbar sind.

Für den hier interessierenden Fall $k_3 \ll k_1, k_2$ läßt sich das Gleichungssystem näherungsweise lösen, wenn für die Berechnung des Zeitverlaufs von f_M zunächst angenommen wird, daß:

$$f_R(t) = \text{const.} = f_R^* \quad (20a)$$

und damit:

$$\frac{d f_R(t)}{dt} = 0 \quad \text{ist.} \quad (20b)$$

Das so gewonnene $f_M(t)$ wird dann zur Berechnung von $f_R(t)$ nach Gleichung (19c) benutzt. Damit läßt sich (19b) und (19d) schreiben als:

$$\frac{d f_M(t)}{dt} = k_1 \cdot f_P(t) - k_2 \cdot f_M(t) \quad (19b^*)$$

$$f_P(t) + f_M(t) + f_R^* = 1 \quad (19d^*)$$

Durch Substitution von $f_P(t)$ in (19b^{*}) mit (19d^{*}) erhält man:

$$\frac{d f_M(t)}{dt} = k_1(1-f_R^*) - f_M(t) \cdot (k_1+k_2) \quad (21)$$

Die Differentialgleichung (21) läßt sich analog zu Gleichung (14b^{*}) eindeutig lösen. Als Lösung ergibt sich:

$$f_M(t) = f_M^{(\infty)} + (f_M(0) - f_M^{(\infty)}) \cdot e^{-(k_1+k_2)t} \quad (22a)$$

mit:

$$f_M^{(\infty)} = \frac{k_1}{k_1+k_2} \cdot (1-f_R^*) \quad (22b)$$

Durch Einsetzen von (22a) in (19c) erhält man:

$$\frac{d f_R(t)}{dt} = k_3 \cdot \left[f_M^{(\infty)} + (f_M(0) - f_M^{(\infty)}) \cdot e^{-(k_1+k_2)t} \right] \quad (19c)$$

Diese Differentialgleichung läßt sich für $0 \leq t < \infty$ eindeutig durch die Auflösung der Gleichung:

(23)

$$\int_{f_R(0)}^{f_R(t)} d f_R = \int_0^t k_3 \cdot \left[f_M(\infty) + (f_M(0) - f_M(\infty)) \cdot e^{-(k_1+k_2)t} \right] dt$$

lösen.

(24)

Man erhält:

$$f_R(t) = f_R(0) + k_3 \cdot f_M(\infty) \cdot t - \frac{k_3}{k_1+k_2} \cdot (f_M(\infty) - f_M(0)) \cdot (1 - e^{-(k_1+k_2)t})$$

Bei den Experimenten, zu deren Auswertung diese Formeln benutzt werden sollen, wurden adaptive Belichtungen immer für eine konstante Zeit T vorgenommen. Es kann angenommen werden, daß innerhalb dieses Zeitraums T die Gleichgewichtseinstellung zwischen den k_1 , k_2 Reaktionen nahezu abgeschlossen ist. Dann ist aber:

$$e^{-(k_1+k_2)T} \approx 0$$

und es gilt nach Ablauf der Zeit T

$$f_M(T) = f_M(\infty) = \frac{k_1}{k_1+k_2} \cdot (1 - f_R^*) = \frac{k_1}{k_1+k_2} \cdot (1 - f_R(T)) \quad (25)$$

$$f_R(T) = f_R(0) + k_3 \cdot f_M(T) \cdot T - \frac{k_3}{k_1+k_2} \cdot (f_M(T) - f_M(0)) \quad (26)$$

Die Adaptationen von der Dauer T wurden abwechselnd mit den Wellenlängen $\lambda^{(1)}$ und $\lambda^{(2)}$ vorgenommen. Die Geschwindigkeitskonstanten haben dabei die Werte $k_1^{(1)}$, $k_2^{(1)}$, $k_3^{(1)}$ und $k_1^{(2)}$, $k_2^{(2)}$, $k_3^{(2)}$. Die Endwerte, die sich für f_M nach der $\lambda^{(1)}$ bzw. $\lambda^{(2)}$ Bestrahlung einstellen, sind aus diesem Grunde unterschiedlich.

Es sei T_{2j-1} der Zeitpunkt nach der j-ten Bestrahlung mit der Wellenlänge

$\lambda^{(1)}$ und T_{2j} der Zeitpunkt nach der j-ten Bestrahlung mit $\lambda^{(2)}$, und es gelte $T_{2j} - T_{2j-1} = T$ ($j=1,2,\dots$). Der Endwert, der sich für f_M nach der j-ten $\lambda^{(1)}$ Bestrahlung aus Zeitpunkt T_{2j-1} ergibt, läßt sich mit Formel (25) angeben:

$$f_M(T_{2j-1}) = \frac{k_1^{(1)}}{k_1^{(1)} + k_2^{(1)}} \cdot (1 - f_R(T_{2j-1})) = A^{(1)} \cdot (1 - f_R(T_{2j-1})) \quad (27a)$$

Zum Zeitpunkt T_{2j} nach der j-ten $\lambda^{(2)}$ Belichtung ergibt sich für f_M analog:

$$f_M(T_{2j}) = \frac{k_1^{(2)}}{k_1^{(2)} + k_2^{(2)}} \cdot (1 - f_R(T_{2j})) = A^{(2)} \cdot (1 - f_R(T_{2j})) \quad (27b)$$

Wendet man nun diesen Zeitrhythmus der wechselnden Adaptationen auf die Formel (26) an, so läßt sich f_R für den Zeitpunkt T_{2j} nach der j-ten $\lambda^{(2)}$ Adaptation bestimmen. Dabei sind die f_M und f_R -Anfangswerte bei dieser Belichtung gleich den Endwerten der vorhergehenden $\lambda^{(1)}$ Belichtung.

$$f_R(T_{2j}) = f_R(T_{2j-1}) + K_3^{(2)} \cdot f_M(T_{2j}) \cdot T - \frac{k_3^{(2)}}{k_1^{(2)} + k_2^{(2)}} \cdot (f_M(T_{2j}) - f_M(T_{2j-1}))$$

Mit den Formeln (27a) und (27b) und der Abkürzung:

$$B^{(2)} = \frac{k_3^{(2)}}{k_1^{(2)} + k_2^{(2)}}$$

ergibt sich:

$$f_R(T_{2j}) = f_R(T_{2j-1}) + K_3^{(2)} \cdot A^{(2)} \cdot T \cdot (1 - f_R(T_{2j})) - B^{(2)} \cdot$$

$$\cdot [A^{(2)} \cdot (1 - f_R(T_{2j})) - A^{(1)} \cdot (1 - f_R(T_{2j-1}))]$$

Nach einer Umordnung der einzelnen Glieder erhält man die Beziehung:

$$(1 - f_R(T_{2j})) = \frac{1 - A^{(1)} \cdot B^{(2)}}{1 + k_3^{(2)} \cdot A^{(2)} \cdot T - A^{(2)} \cdot B^{(2)}} (1 - f_R(T_{2j-1})) \quad (28a)$$

$$= F_2 (1 - f_R(T_{2j-1}))$$

Für den Endwert von f_R zum Zeitpunkt T_{2j-1} nach der j -ten $\lambda^{(1)}$ Belichtung ergibt sich analog:

$$(1 - f_R(T_{2j-1})) = \frac{1 - A^{(2)} \cdot B^{(1)}}{1 + k_3^{(1)} \cdot A^{(1)} \cdot T - A^{(1)} \cdot B^{(1)}} (1 - f_R(T_{2j-2})) \quad (28b)$$

$$= F_1 (1 - f_R(T_{2j-2}))$$

Bei jeder $\lambda^{(1)}$ bzw. $\lambda^{(2)}$ Belichtung von der Dauer T vermindert sich also die Menge der P- und M-Moleküle um den konstanten Faktor F_1 bzw. F_2 .

Setzt man zu Beginn des Versuches, zum Zeitpunkt T_0 ,

$$f_R(T_0) = 0, \text{ d.h. } (1 - f_R(T_0)) = 1$$

so lassen sich die Größen f_P , f_M und f_R zu den Zeiten T_j nach den Formeln (19d), (27) und (28) durch die Verhältnisse, wie sie zur Zeit T_0 herrschen würden, und die Faktoren F_1 und F_2 ausdrücken. Man erhält unterschiedliche Werte für Zeiten T_{2j-1} nach $\lambda^{(1)}$ Belichtung und für T_{2j} nach $\lambda^{(2)}$ Belichtung:

$$(1 - f_R(T_{2j-1})) = F_1^j \cdot F_2^{j-1} \quad (1 - f_R(T_{2j})) = F_1^j \cdot F_2^j$$

$$f_P(T_{2j-1}) = f_P^{(1)}(T_0) \cdot F_1^j \cdot F_2^{j-1} \quad f_P(T_{2j}) = f_P^{(2)}(T_0) \cdot F_1^j \cdot F_2^j \quad (29)$$

$$f_M(T_{2j-1}) = (1-f_P^{(1)}(T_0)) \cdot F_1^j \cdot F_2^{j-1} \quad f_M(T_{2j}) = (1-f_P^{(2)}(T_0)) \cdot F_1^j \cdot F_2^j$$

Die Extinktion eines Präparates, in dem die 3 Komponenten P, M und R vorhanden sind, läßt sich analog zu Gleichung (4) beschreiben durch:

$$E = c \cdot L \cdot (f_P \cdot \alpha_P + f_M \cdot \alpha_M + f_R \cdot \alpha_R)$$

Setzt man nun die Beziehungen (29) in die Differenz der Extinktionen nach der j-ten $\lambda^{(2)}$ Belichtung $E^{(2)}(T_{2j})$ und der j-ten $\lambda^{(1)}$ Belichtung $E^{(1)}(T_{2j-1})$ einerseits und die Extinktionsdifferenz zwischen der (j+1)-ten $\lambda^{(1)}$ Belichtung $E^{(1)}(T_{2j+1})$ und der j-ten $\lambda^{(2)}$ Belichtung $E^{(2)}(T_{2j})$ andererseits ein, so erhält man die 2 Differenzspektren:

$$\begin{aligned} \Delta E_{2j} &= E^{(2)}(T_{2j}) - E^{(1)}(T_{2j-1}) = \\ &= F_1^j \cdot F_2^{j-1} \left\{ [f_P^{(2)}(T_0) \cdot F_2 - f_P^{(1)}(T_0)] \cdot [\alpha_P(\lambda_i) - \alpha_M(\lambda_i)] + (1-F_2) [\alpha_R(\lambda_i) - \alpha_M(\lambda_i)] \right\} \quad (30a) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \Delta E_{2j+1} &= E^{(1)}(T_{2j+1}) - E^{(2)}(T_{2j}) = \\ &= F_1^j \cdot F_2^j \cdot \left\{ [f_P^{(2)}(T_0) - f_P^{(1)}(T_0) F_1] \cdot [\alpha_M(\lambda_i) - \alpha_P(\lambda_i)] + (1-F_1) [\alpha_R(\lambda_i) - \alpha_M(\lambda_i)] \right\} \quad (30b) \end{aligned}$$

In beiden Differenzspektren überlagern sich jeweils eine Rhodopsin - Metarhodopsin Differenzkurve $(\alpha_P - \alpha_M)$ und eine Retinal - Metarhodopsin Differenzkurve $(\alpha_R - \alpha_M)$.

Für die Summe der beiden Differenzspektren gilt:

$$\begin{aligned} \Delta E_{2j} + \Delta E_{2j+1} &= \\ &= F_1^j \cdot F_2^{j-1} \cdot (1-F_2) \cdot \left\{ f_P^{(1)}(T_0) \cdot [\alpha_M(\lambda_i) - \alpha_P(\lambda_i)] + [\alpha_R(\lambda_i) - \alpha_M(\lambda_i)] \right\} \quad (31) \end{aligned}$$

Bei einem Sehfärbstoffsystem, in dem das Absorptionsmaximum des Rhodopsin im Vergleich zum Metarhodopsin zu höheren Wellenlängen verschoben ist, läßt sich $\lambda^{(1)}$ so wählen, daß dieses Adaptationslicht vom Metarhodopsin nahezu überhaupt nicht absorbiert wird: $\alpha_M^{(1)} \approx 0$. Damit gilt aber:

$$k_2^{(1)} \approx 0, \quad k_3^{(1)} \approx 0, \quad f_P^{(1)} \approx 0 \quad \text{und}$$

$$F_1 \approx 0$$

Die Differenzspektren (30a, b) und (31) lassen sich dann vereinfacht schreiben:

(32a)

$$\Delta E_{2j} = F_2^j \cdot f_P^{(2)}(T_0) \cdot [\alpha_P(\lambda_i) - \alpha_M(\lambda_i)] + F_2^{j-1} \cdot (1 - F_2) \cdot [\alpha_R(\lambda_i) - \alpha_M(\lambda_i)]$$

$$\Delta E_{2j+1} = F_2^j \cdot f_P^{(2)}(T_0) \cdot [\alpha_M(\lambda_i) - \alpha_P(\lambda_i)] \quad (32b)$$

$$\Delta E_{2j} + \Delta E_{2j+1} = F_2^{j-1} \cdot (1 - F_2) \cdot [\alpha_R(\lambda_i) - \alpha_M(\lambda_i)] \quad (33)$$

In diesem Falle stellt das Differenzspektrum ΔE_{2j+1} eine reine Metarhodopsin - Rhodopsin Differenzkurve dar, während die Summe der beiden Differenzspektren nur von den Absorptionswahrscheinlichkeiten des während einer Belichtung zerfallenden Metarhodopsin und des Zerfallproduktes all-trans Retinal bestimmt wird (Opsin bleibt hier unberücksichtigt, da Spektren nur zwischen 300 nm und 700 nm bestimmt werden).

Die Gleichungen (32a, b) und (33) machen deutlich, daß sich unter den genannten Bedingungen ($k_3 \ll k_1, k_2$; $k_3 \hat{=} \alpha_M$; $\alpha_M^{(1)} \approx 0$) ein Farbstoffsystem mit geringer Zerfallsrate leicht analysieren läßt.

4.2.4.2. Berechnung von Mittelwertkurven

Aus $2n+1$ mikrospektralphotometrisch gewonnenen, relativen Transmissionspektren erfolgte gemäß Gleichung (3) die Berechnung von $2n$ Differenzkurven. Jeweils n Differenzspektren mit der Adaptationsreihenfolge langwellig/kurzwellig bzw. kurzwellig/langwellig wurden gemittelt. Verhielten sich die beiden Mittelwertkurven symmetrisch und zeigten Amplitudenkonstanz, wurde aus beiden die Differenz gebildet und halbiert. Bei unsymmetrischem Verhalten (Spodoptera, Gelbsehfärbstoff, Zimmertemperatur) konnte gemäß Gleichung (32a, b) und (33) das Differenzspektrum kurzwellig/langwellig (ΔE_{2j+1}) und die Summe beider Differenzspektren zur Sehfärbstoffanalyse benutzt werden.

Die mikrophotometrischen Messungen lieferten von einer Meßstelle für zwei Adaptationszustände ($\lambda^{(j)}$, $j=1,2$) vier relative Transmissionswerte $T_k^{(j)}(\lambda_i)$ ($k=1,2,3,4$) bei jeweils einer Meßwellenlänge λ_i . Die dekadischen Logarithmen der Transmissionswerte $\log T_k^{(j)}(\lambda_i)$ wurden über k gemittelt. Die Differenz dieser relativen, mittleren Extinktionen $\left[E^{(j)}(\lambda_i) = \log T^{(j)}(\lambda_i) \right]$:

$$\Delta E(\lambda_i) := \overline{E^{(2)}(\lambda_i)} - \overline{E^{(1)}(\lambda_i)} \quad (\text{siehe Gleichung (3)})$$

ergibt den Punkt der Differenzkurve für die Meßwellenlänge λ_i .

Mikrophotometrisch gewonnene Differenzkurven, die sich aus Messungen an verschiedenen Rhabdomeren gleichen Typs, meist von verschiedenen Präparaten, ergaben, wurden gemittelt und als Mittelwertkurven dargestellt.

Die Fehlerbalken in diesen Abbildungen (Ergebnisse 5.1.2.2.) entstammen einer Fehlerrechnung, die ein Maß für die Übereinstimmung der einzelnen Meßkurven mit der Form der Mittelwertkurve wiedergibt. Auf die Angabe

der einfachen Standardabweichungen wurde hier verzichtet, da diese Größe in hohem Maße durch Amplitudenunterschiede beeinflusst wird und wenig über Unterschiede bezüglich der Kurvenform aussagt. Um eine Standardabweichung zu erhalten, die Abweichungen der Kurvenform von der Mittelwertkurve wiedergibt, wurde wie folgt verfahren: Zunächst wurde die Mittelwertkurve mit einem Computerprogramm durch die Differenz zweier Sehfärbstoffnomogramme angepaßt (siehe Methode 4.2.4.3.). Diese theoretische Differenzkurve $E^+(\lambda)$ wurde nun in ihrer Amplitude den einzelnen Meßkurven $\Delta E^{(v)}(\lambda_i)$ ($1 \leq v \leq n$) angepaßt, indem sich für jede Meßkurve $\Delta E^{(v)}$ ein Faktor $r^{(v)}$ bestimmen ließ, mit dem die Summe der Abweicher-Quadrate

$$\sum_i \left[\Delta E^{(v)}(\lambda_i) - r^{(v)} E^+(\lambda_i) \right]^2$$

minimal war. Danach wurden die Abweichungen der Meßkurven $\Delta E^{(v)}$ von dieser amplitudenangepaßten, theoretischen Differenzkurve $r^{(v)} E^+$ zur Berechnung der Standardabweichung verwendet:

$$G^+(\lambda_i) = \left[\sum_{v=1}^n \frac{\left[\Delta E(\lambda_i) - r^{(v)} E^+(\lambda_i) \right]^2}{n-1} \right]^{1/2}$$

Die G^+ sind als Fehlerbalken in den Abbildungen eingezeichnet.

4.2.4.3. Analyse von Differenzspektren

Bei den Analysen der Differenzspektren wurden Sehfärbstoffnomogramme nach Ebrey and Honig (1977) benutzt, deren spektrale Bandbreite eine lineare Funktion der $\lambda_{\max}$ Werte darstellt. Von diesen Nomogrammen wird allerdings nur der Bereich von 400 nm - 600 nm abgedeckt. Um auch Resonanzkurven von Sehfärbstoffen mit maximaler Absorption im UV-Bereich zu erhalten, wurden die Werte für die spektrale Bandbreite in Figur 1 von Ebrey and Honig (1977) in den UV-Bereich extrapoliert. Die sich ergebenden UV-Nomogramme stimmen gut mit den spektralen Empfindlichkeitskurven und Extinktionsspektren der UV-Sehfärbstoffe bei *Deilephila elpenor* (Höglund et al., 1973b; Schwemer und Paulsen, 1973) und bei *Ascalaphus macaronius* (Gogala, 1967; Schwemer et al., 1971) überein.

Die gemessenen Differenzkurven wurden durch die Differenz zweier Sehfärbstoffnomogramme mit Hilfe eines Computerprogramms auf die Weise approximiert, daß die Nomogramme hinsichtlich ihrer $\lambda_{\max}$ Werte und ihres Amplitudenverhältnisses F_M solange variiert wurden, bis die errechnete Differenzkurve mit der gemessenen am besten übereinstimmte. Als Maß der Übereinstimmung diente die Summe der Abweicherquadrate.

5. Ergebnisse

5.1. Gerris lacustris

5.1.1. Elektrophysiologie

5.1.1.1. Eigenschaften der Potentiale und Intensitätsabhängigkeits- kurven

Die Kopfpräparate von *Gerris* liefern bei Bestrahlung der Augen mit rechteckförmigen Lichtpulsen (Reizdauer: 200 msec) negative, monophasische Potentialänderungen (Abb. 7). Die Form der elektrischen Antworten ändert sich mit zunehmender Reizstärke. Während die Potentiale bei niedrigen Lichtintensitäten eine kastenartige Form haben, zeigen sie bei höheren Intensitäten nach Erreichen eines Spitzenwertes einen Abfall auf ein niedrigeres Niveau. Spektrale Lichter verschiedener Wirksamkeit haben dieselben Effekte wie Veränderungen der Lichtintensität. Das Potential kehrt nach Ende des Lichtreizes auf den Dunkelwert zurück. Die elektrische Antwort stellt somit ein reines Rezeptorpotential dar. Die Ausschaltung nervöser Antwortkomponenten kann darauf zurückgeführt werden, daß während der Präparation beim Aufsetzen des Kopfes auf die indifferente Elektrode große Teile des Gehirns zerstört werden. Ausgewertet wurden jeweils die Spitzenwerte der Potentiale. Der maximalen Antworten lagen je nach Präparat und Versuchsbedingung (s. Methode 4.1.2.2.) zwischen 0,2 mV und 1,5 mV. Die Reizantworten bleiben bei guten Präparaten bis zu 2 Stunden konstant.

Mit den verwendeten Lichtintensitäten ließ sich keine Sättigung der elektrischen Antwort erzielen (Abb. 8). Die Intensitätsabhängigkeitskurve, aufgenommen bei der maximal wirksamen Wellenlänge, zeigt im zur Verfügung stehenden Intensitätsbereich einen linearen Verlauf über etwa

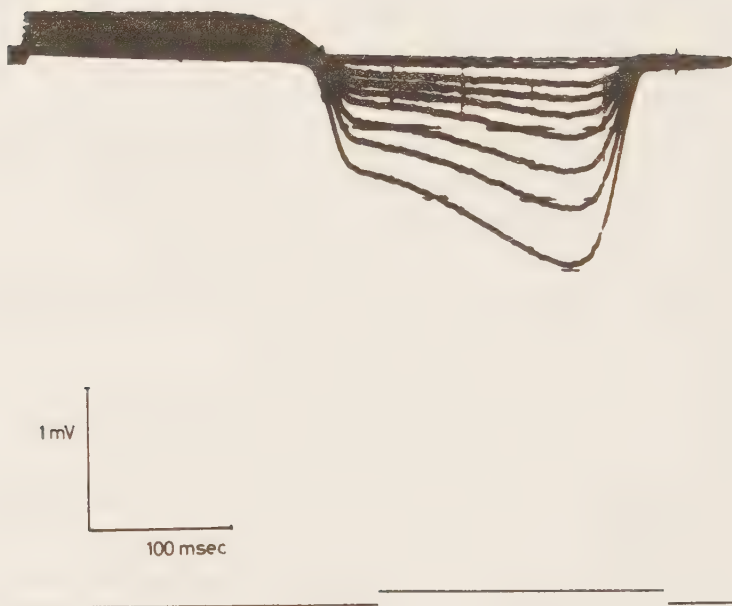


Abb. 7: Intensitätsabhängigkeit des Belichtungspotentials bei der Testwellenlänge 530 nm; großer Augensektor aus dem lateralen Augenbereich. Reizdauer: 200 ms; Reizfolge: 30 sec. Relative Intensitäten: 10^{-3} ; $2,5 \times 10^{-2}$; $5,0 \times 10^{-2}$; 10^{-1} ; $2,5 \times 10^{-1}$; $5,0 \times 10^{-1}$; 10^0 .

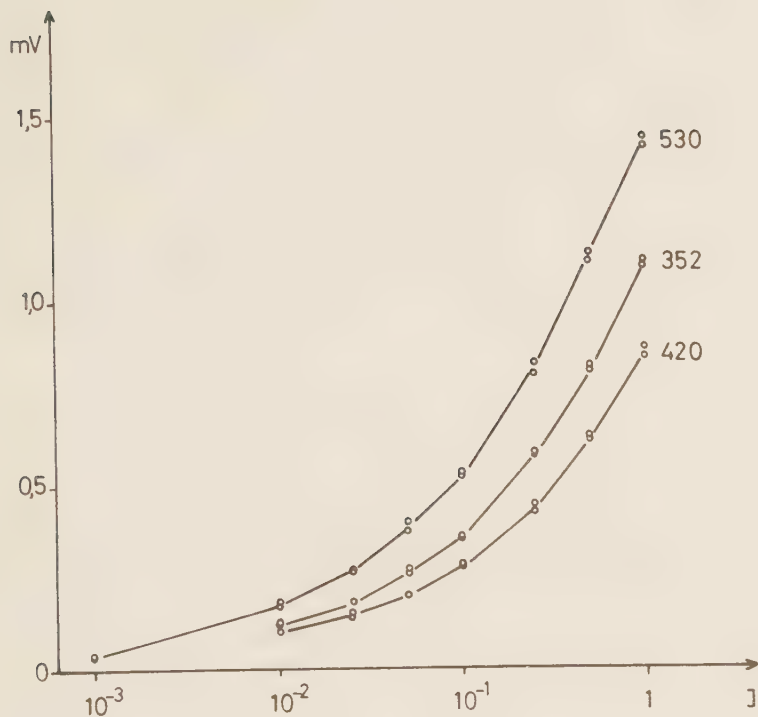


Abb. 8: Intensitätsabhängigkeitskurven eines Auges (großer Augensektor aus dem lateralen Augenbereich) gemessen bei 530 nm, 420 nm und 352 nm.

1 log Einheit (Abb. 8). Die Intensitätsabhängigkeitskurven, gemessen bei weniger wirksamen Wellenlängen, sind parallel zu geringeren Intensitäten verschoben. Aus diesem Grunde können spektrale Wirksamkeitskurven nach dem in 4.1.4. beschriebenen Verfahren in spektrale Empfindlichkeiten umgerechnet werden. Die Steigung des linearen Kurven- teils der Intensitätsabhängigkeitskurven ist bei den einzelnen Präparaten unterschiedlich. Bei ein und demselben Präparat ist sie auch unter verschiedenen Versuchsbedingungen (Veränderung der Orientierung des Präparates zur Reizquelle, Variation der Testlichtintensität, während chromatischer Adaptation) konstant.

5.1.1.2. Spektrale Empfindlichkeit

Die Form der spektralen Empfindlichkeitskurven ist weitgehend unabhängig von der Reihenfolge der verwendeten Testlichter. Die Unterschiede betragen weniger als 5 % der maximalen Empfindlichkeit.

5.1.1.2.1 Messungen an verschiedenen Augenbereichen

Die spektralen Empfindlichkeitskurven, die bei der direkten Reizung verschiedener Augenbereiche an einem Präparat mit jeweils derselben Testlichtintensität (10^0) gemessen werden können, unterscheiden sich stark (Abb. 9). Die Empfindlichkeit des ventralen Augenbereiches (♥) für UV und blau-grüne Lichter ist etwa gleich groß. Die zweigipflige Kurve hat ein breites Maximum zwischen 460 nm und 550 nm. Bei der direkten Bestrahlung des lateralen Augenteils ist der UV-Gipfel etwa halb so groß wie der Blau-Grün-Gipfel (◊), der einen schmalen Bereich maximaler Empfindlichkeit zwischen etwa 480 nm und 530 nm aufweist. Die spek-

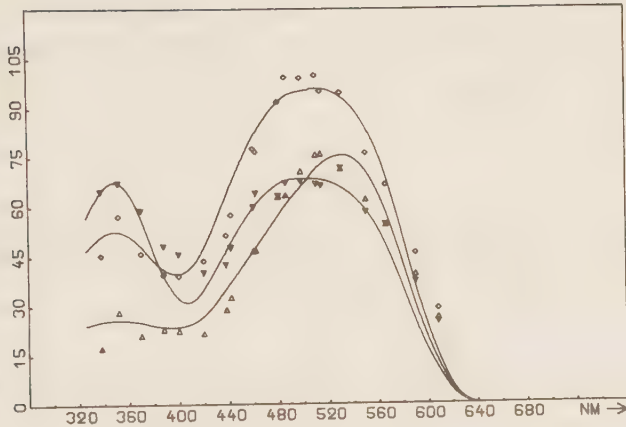


Abb. 9: Mittlere Empfindlichkeitskurven von verschiedenen Bereichen eines Auges (kleiner Augensektor).

Δ : Dorsal, 2 Wirksamkeitskurven; $\diamond$: Lateral, 5 Wirksamkeitskurven;
 $\blacktriangledown$: Ventral, 2 Wirksamkeitskurven.

Die Unterschiede zwischen den einzelnen Messungen betrugen weniger als 15 % der jeweiligen Maximalempfindlichkeit. Die Unterschiede zwischen den Maximalempfindlichkeiten der 3 Augenbereiche wurden aus den Verschiebungen der Intensitätsabhängigkeitskurven bestimmt.

Durchgezogene Linien: Summen an Sehfärbstoffnomogrammen ($\lambda_{\max}$: 350 nm; 465 nm; 540 nm) mit den prozentualen Anteilen Δ (7; 23; 70); $\diamond$ (18; 32; 50); $\blacktriangledown$ (32; 28; 40).

trale Empfindlichkeit des dorsalen Augenteils (Δ) zeigt überhaupt keinen ausgeprägten UV-Gipfel mehr; sie besitzt ein deutliches Maximum zwischen 498 nm und 530 nm. Der relative Anteil der Blauempfindlichkeit an diesem Maximum ist im Vergleich zu den zwei anderen Empfindlichkeitsspektren reduziert.

5.1.1.2.2. Messungen am lateralen Augenbereich während selektiver chromatischer Adaptation

Bei konstanter Orientierung des Präparates zur Reizquelle (s. Methode 4.1.2.2), wobei im lateralen Augenbereich ein Sektor von etwa 100° direkt gereizt wurde, und bei konstanter Reizlichtintensität (10^0) verändert sich die spektrale Empfindlichkeit während und nach selektiven chromatischen Adaptationen mit blauem bzw. orangefarbenem Licht (Lf. 450 nm bzw. orangefarbener Kantenfilter OG 570) deutlich (Abb. 10). Bei langweiliger Dauerbelichtung wird die Grünempfindlichkeit nahezu vollständig unterdrückt, während die Empfindlichkeit für UV und Blau in geringerem Umfang erhalten bleibt (Δ). Monochromatische Adaptation mit blauem Licht erzeugt ein zweigipfliges Empfindlichkeitsspektrum mit ähnlich großen Maxima im UV (352 nm) und grünem Bereich (530 nm) ($\blacktriangledown$). Empfindlichkeitskurven, die jeweils 5 min nach Beendigung der adaptiven Belichtungen bestimmt wurden, unterscheiden sich besonders im grünen Spektralbereich. Die Empfindlichkeit für das 530 nm Testlicht ist nach einer adaptiven Orangebelichtung ($\square$) im Vergleich zum Zustand nach einer Blaubelichtung ($\blacklozenge$) um 20 % reduziert.

Aus diesem Ergebnis kann direkt auf die Existenz eines Blau- und eines Grün-Rezeptortyps geschlossen werden. Da die UV-Empfindlichkeit nahezu unabhängig vom Anteil der verbliebenen Blau- und Grün-Empfindlichkeit während Adaptation mit blauem bzw. orangefarbenem Licht erhalten bleibt,

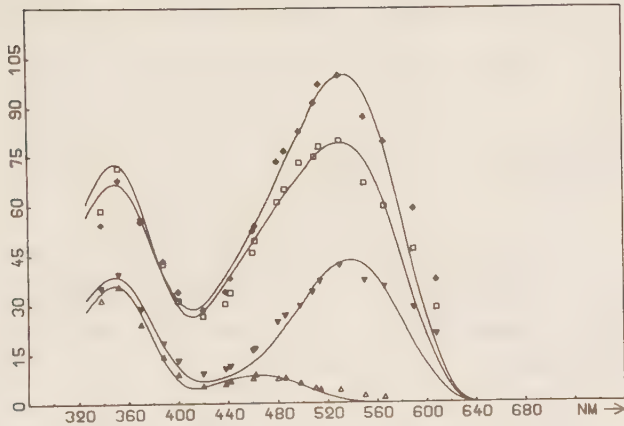


Abb. 10: Mittlere Empfindlichkeitskurven vom lateralen Bereich eines Auges (großer Augensektor) während bzw. 3 min nach chromatischen Belichtungen mit adaptiver Wirkung. Δ : Während Orangebelichtung (Kantenfilter OG 570), 3 Empfindlichkeitskurven; $\square$: nach Orangebelichtung (OG 570), 3 Empfindlichkeitskurven; $\blacktriangledown$: während Blaubelichtung (Lf. 449 nm), 4 Empfindlichkeitskurven; $\blacklozenge$: nach Blaubelichtung (Lf. 449 nm), 5 Empfindlichkeitskurven. Die chromatischen Adaptationen wurden mehrmals durchgeführt. Jede einzelne Empfindlichkeitskurve wurde während bzw. nach jeweils einer adaptiven chromatischen Belichtung aufgenommen. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Messungen bei ein und derselben Versuchsbedingung betrugen weniger als 15 % der jeweiligen Maximalempfindlichkeit. Die Unterschiede zwischen den Maximalempfindlichkeiten bei den verschiedenen Versuchsbedingungen wurden aus den Verschiebungen der jeweiligen Intensitätsabhängigkeitskurven berechnet.

Durchgezogene Linien: Summen von Sehfärbstoffnomogrammen ($\lambda_{\max}$: 350 nm; 465 nm; 540 nm) mit den prozentualen Anteilen: Δ (14; 4; 0); $\square$ (30; 16; 44); $\blacktriangledown$ (17; 0; 25); $\blacklozenge$ (27; 14; 59).

ist das Vorhandensein eines eigenständigen UV-Rezeptortyps wahrscheinlich. Unter der Annahme, daß im Auge von Gerris drei unterschiedliche Rezeptortypen mit Empfindlichkeitsmaxima im UV, Blau und Grün vorkommen, gelingt es teilweise recht gut, die spektralen Empfindlichkeitskurven durch Summen von SehfARBstoffnomogrammen (s. auch 4.2.4.3.) mit Maxima bei 355 nm, 460 nm und 540 nm in unterschiedlichen Anteilen zu approximieren (durchgezogene Linien). Größere Abweichungen der berechneten Kurven von den Meßpunkten zeigen sich in drei Bereichen:

- i Im Bereich geringer Empfindlichkeit zwischen zwei etwa gleich hohen Kurvengipfeln im UV und Blau-Grün liegen die gemessenen Empfindlichkeiten für violette Lichter und das nahe UV über den berechneten Kurven (Abb. 9 ▼).
- ii Die Empfindlichkeit im blau-grünen Spektralbereich (um 500 nm) ist bei Kurven mit hohen blau-grünen oder grünen Maxima meist höher als die Nomogrammsummen, die eine relativ gute Anpassung an die Meßkurven darstellen (Abb. 9 ◇Δ).
- iii Die beiden Meßwerte im orange-roten Bereich liegen deutlich über den berechneten Kurven.

5.1.1.3. Dunkeladaptation nach chromatischer Helladaptation

Abb.10 zeigt unter anderem die Veränderung der spektralen Empfindlichkeit nach chromatischen Adaptationen. Das Ergebnis dieses Versuches kann in einem anderen Experiment noch verdeutlicht werden. Das Auge wurde alle 10 sec mit einem schwachen, monochromatischen Testlicht (rel. Intensität: $1,2 \times 10^{-1}$) konstanter Wellenlänge (461 nm bzw. 550 nm) gereizt (Abb. 11). Die Wellenlänge 550 nm wird vorwiegend

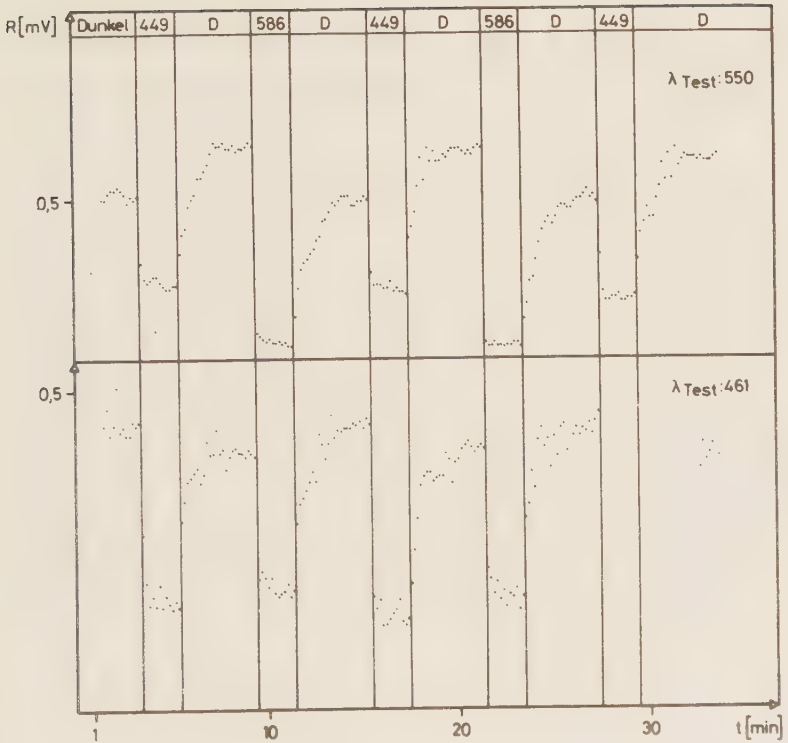


Abb. 11: Wirksamkeit von a) grünem (550 nm) und b) blauem (461 nm) Testlicht während bzw. nach kurzweiliger (449 nm) und langweiliger (586 nm) monochromatischer Belichtung mit adaptiver Wirkung.

vom Sehfärbstoff der Grünrezeptoren absorbiert. Im Gegensatz dazu reizt das 461 nm Testlicht die Blaurezeptoren stärker als alle anderen. Während 2-minütiger, adaptiver Belichtung (Lf. 449 nm oder 586 nm) lösen die Testreize nur kleine Antworten aus. Nach Beendigung einer adaptiven Belichtung steigen die Antwort-Amplituden etwa innerhalb von 3 min auf konstante Werte. Die Höhe dieser Endwerte variiert bei beiden Testwellenlängen in Abhängigkeit von den Adaptationswellenlängen. So sind die Antworten auf die 550 nm Testlichter nach einer Blauadaptation 1,3 x so groß wie nach einer Orange-Adaptation. Im Gegensatz dazu beantwortet das Auge die 461 nm Testlichter nach einer Blauadaptation um einen Faktor 0,89 x geringer als nach Adaptation mit orangefarbenem Licht. Die Wirkungen von langwelligen und kurzwelligen Adaptationen auf die Wirksamkeit blauer und grüner Testlichter und damit auf die Blau- und Grün-Empfindlichkeit sind also unterschiedlich. Während die Grünempfindlichkeit durch langwellige Adaptationen gesenkt und durch Blaubelichtungen wieder gesteigert werden kann, wird die Blauempfindlichkeit nach einer Blauadaptation mit empfindlichkeitssenkender Wirkung durch eine Orange-Bestrahlung wieder hergestellt.

5.1.2. Photometrie

5.1.2.1. Mikrospektrometrie an einzelnen Ommatidien

Um Aufschluß über die Sehfärbstoffe im Auge von *Gerris lacustris* zu erhalten, wurde zunächst eine Serie von mikrospektrometrischen Messungen an einzelnen Ommatidien des lateralen Augenbereiches durchgeführt. In diesem Augenteil haben die Rhabdome eine mittlere Länge von 100 μ m (Schneider and Langer, 1969). Sie eignen sich deshalb besser für photometrische Messungen als Präparate des dorsalen und ventralen Be-

reichs, in denen die mittlere Rhabdomlänge $30\text{ }\mu\text{m}$ bzw. $50\text{ }\mu\text{m}$ beträgt.

5.1.2.1.1. Extinktions-Differenzspektren nach Voradaptationen mit 580 nm und 450 nm

Die Extinktions-Differenzkurven von verschiedenen Ommatidien, die nach Adaptationen mit 580 nm und 450 nm aufgenommen wurden, zeigen keine einheitliche Gestalt und Größe. In Abb.12a und Abb.13a sind zwei unterschiedliche Typen von Differenzkurven dargestellt, wie sie an verschiedenen Stellen in einem Präparat bei gleichen Voradaptationen gemessen werden können. Die Kurven 12a₁ und 13a₁ zeigen die Extinktionsänderungen der orange-voradaptierten Ommatidien nach Blaubelichtung. In beiden Fällen erfolgt eine Extinktionszunahme im grünen und eine Abnahme im blauen Spektralbereich. Unterschiede bestehen allerdings hinsichtlich der Wellenlängen, bei denen maximale und minimale Extinktionsänderungen erfolgen, und hinsichtlich der Amplitudenverhältnisse zwischen Extinktionszunahme und -abnahme. Während die Differenzkurve 12a₁ eine maximale Extinktionszunahme bei etwa 530 nm, einen Null-durchgang, d.h. den isosbestischen Punkt, bei ungefähr 475 nm und eine maximale Extinktionsabnahme bei etwa 445 nm zeigt, liegen die entsprechenden Werte der Differenzkurve 13a₁ bei etwa 565 nm, 525 nm und 475 nm. Das Amplitudenverhältnis in positiver und negativer Richtung beträgt bei der Kurve 12a₁ etwa 2,5, d.h. die Extinktionsänderung im grünen Bereich ist größer als die im blauen.

Umgekehrte Verhältnisse liegen bei der anderen Kurve (13a₁) vor: Eine große Veränderung der Extinktion im blauen Spektralbereich und eine kleine Änderung im Grün ergeben ein Verhältnis von ungefähr 0,75. Weiterhin unterscheiden sich beide Kurven in der absoluten Größe der gemessenen Extinktionsänderungen. Das Differenzspektrum mit dem hohen Grün-

Abb. 12: Extinktions-Differenzspektren eines Ommatidiums nach Adaptationen mit 580 nm und 450 nm.

- a) Kurve I: Extinktionsänderung aufgrund von Blaubelichtung (450 nm) nach vorangegangener Orangeadaptation (580 nm); Kurve II: eine darauf folgende Orangebelichtung (580 nm) ergibt ein spiegelsymmetrisches Differenzspektrum. Kurven gemittelt aus je 10 Einzelmessungen.
- b) Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus a_I und a_{II} (invertiert). Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfarbstoffnomogrammen mit $\lambda_P = 466$ nm und $\lambda_M = 516$ nm, $F_M = 1.4$.

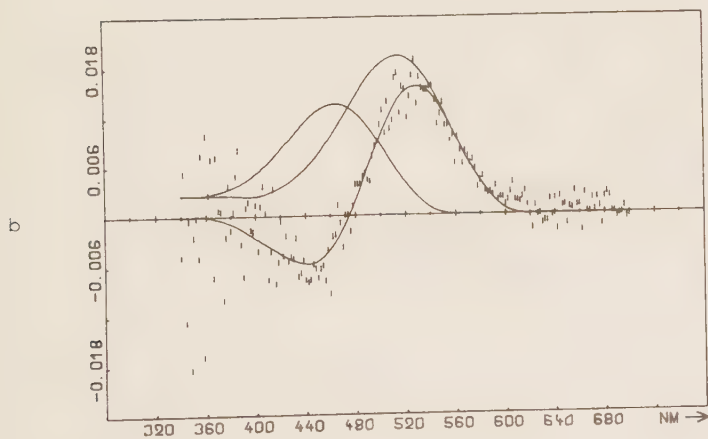
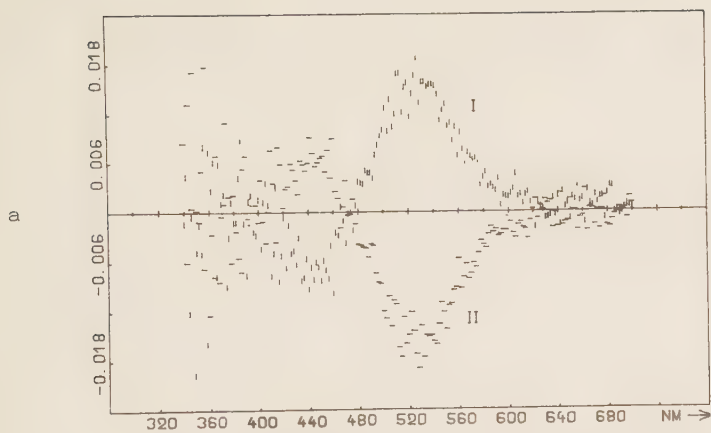
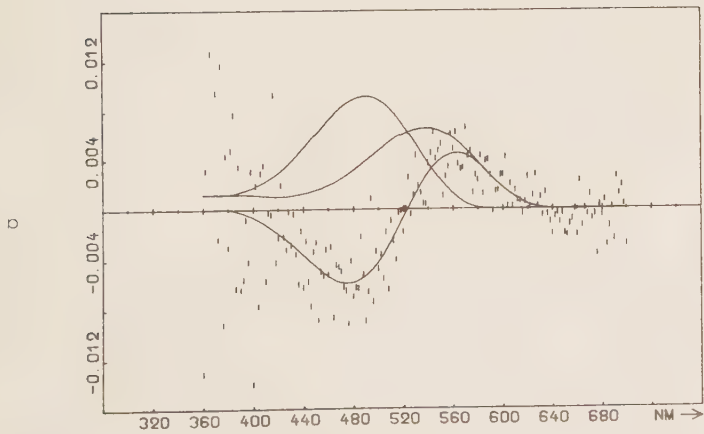
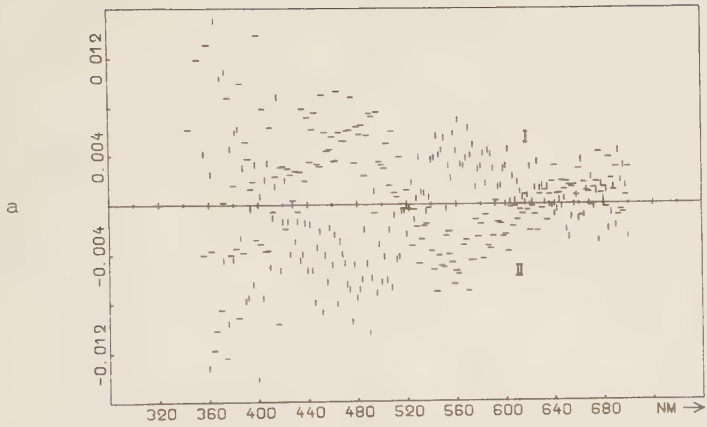


Abb. 13: Extinktions-Differenzspektren eines anderen Ommatidiums nach Adaptationen mit 580 nm und 450 nm.

- a) Kurve I: Extinktionsänderung aufgrund von Blaubelichtung (450 nm) nach vorangegangener Orangeadaptation (580 nm);
Kurve II: eine darauf folgende Orangebelichtung (580 nm) ergibt ein spiegelsymmetrisches Differenzspektrum. Kurven gemittelt aus je 15 Einzelmessungen.
- b) Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus a_I und a_{II} (invertiert). Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfärbstoffnomogrammen mit $\lambda_P = 539$ nm und $\lambda_M = 491$ nm,
 $F_M = 1.4$.



gipfel ($12 a_1$) zeigt eine etwa doppelt so große Amplitudendifferenz wie die Kurve mit dem großen Blaugipfel ($13 a_1$). Werden die Voradaptationen der Präparate in umgekehrter Reihenfolge durchgeführt, d.h. einer Blauadaptation folgt eine Orangebelichtung, so ergeben sich in beiden Fällen spiegelsymmetrische Differenzkurven (Kurven $12a_{11}$ und $13a_{11}$ in Abb. 12a und Abb. 13a). Durch alternierende kurzwellige und langwellige Belichtung können die Differenzspektren jeweils beliebig oft reproduziert werden. Aus diesem Grunde erschien es legitim, in allen Abbildungen etwa zehn dieser identischen Kurven zu mitteln, um den Signal-Rauschabstand zu verbessern.

Differenzkurven, die den vorliegenden sehr ähnlich sind, wurden schon bei anderen Evertabraten gemessen. Untersuchungen des Sehfärbstoffsystems von dem Cephalopoden *Eledone moschata* (Hamdorf et al., 1968; Schwemer, 1969; Täuber, 1975) ergaben mit ähnlichen Voradaptationen Differenzkurven, deren Gestalt fast vollkommen identisch mit der des Kurventyps in Abb. 12a ist. Bei diesem Tier wird ein Rhodopsin mit maximaler Absorption bei 470 nm durch Blaubestrahlung (440 nm) zu etwa 60 % in ein thermostabiles Metarhodopsin mit maximaler Absorption bei 516 nm überführt, während Licht mit einer größeren Wellenlänge als 570 nm das Metarhodopsin vollständig zu Rhodopsin reisomerisiert.

Im Gegensatz zu *Eledone* besitzt der Schwärmer *Deilephila elpenor* einen Sehfärbstoff mit maximaler Absorption bei etwa 525 nm, dessen thermostabiles Metarhodopsin um etwa 45 nm zum kürzerwelligen Spektralbereich verschoben ist (Hamdorf et al., 1973; Schwemer and Paulsen, 1973; Schlecht et al., 1978). Auch in diesem Fall lassen sich durch Orange- und Blaubelichtungen die Rhodopsin- und Metarhodopsinkonzentrationen ändern und Differenzspektren messen. Diese Spektren haben eine große Ähnlichkeit zu dem Kurventyp in Abb. 13a.

Wegen der guten Übereinstimmung der Differenzkurven in beiden Fällen wurde der Versuch unternommen, die gemessenen Differenzspektren auf ähnliche Sehfärbstoffsysteme wie bei Eledone und Deilephila zurückzuführen. Zu diesem Zwecke wurden die Meßkurven mit Hilfe eines Computerprogramms durch die Differenzen von je zwei Rhodopsinnomogrammen nach Ebrey and Honig (1977) approximiert. Da bei allen bisher bekannten thermostabilen Sehfärbstoffen anderer Evertebraten das Metarhodopsin eine höhere Absorption als das Rhodopsin besitzt und auch Wirbeltier all-trans Retinal stärker absorbiert als 11-cis Retinal (Rauen, 1964), wird das kleinere der zwei errechneten Nomogramme als Rhodopsin und das größere als Metarhodopsin angesehen. Abb. 12b und Abb. 13b zeigen die Ergebnisse dieser Analyse der Kurven von Abb. 12a und Abb. 13a. Das Differenzspektrum mit dem hohen Grüngipfel kann gut durch die Mischung eines Rhodopsins mit maximaler Absorption bei $\lambda_P = 466 \text{ nm}$ und eines Metarhodopsins mit Absorptionsmaximum bei $\lambda_M = 516 \text{ nm}$ approximiert werden, mit einem Verhältnis der molaren Extinktionen $F_M = \lambda_M / \lambda_P = 1,4$ (Abb. 12b). Für den anderen Kurventyp, das Differenzspektrum mit dem hohen Blaugipfel, ermittelt die Computeranalyse als beste Anpassung ein Rhodopsin mit $\lambda_P = 539 \text{ nm}$ und ein Metarhodopsin mit $\lambda_M = 491 \text{ nm}$, die in einem Verhältnis von $F_M = 1,4$ zueinander stehen (Abb. 13b). Die ermittelten Werte für die beiden Rhodopsine stimmen gut mit den Ergebnissen der Elektrophysiologie überein (s. 5.1.1.2.2.).

Diese Ergebnisse lassen mit einer hohen Wahrscheinlichkeit die Existenz zweier Sehfärbstoffsysteme bei Gerris vermuten: Einen Blausehfärbstoff vom Eledone-Typ, der durch Lichtabsorption in ein thermostabiles Metarhodopsin mit maximaler Absorption im grünen Spektralbereich umgewandelt wird, und einen Grünehfärbstoff vom Deilephila-Typ mit einem thermostabilen Metarhodopsin, das maximal bei blauem Licht absorbiert.

Die Differenzspektren der Abb. 12 und Abb. 13 entstammen einer Serie von vierzehn Messungen an verschiedenen Ommatidien von meist verschiede-

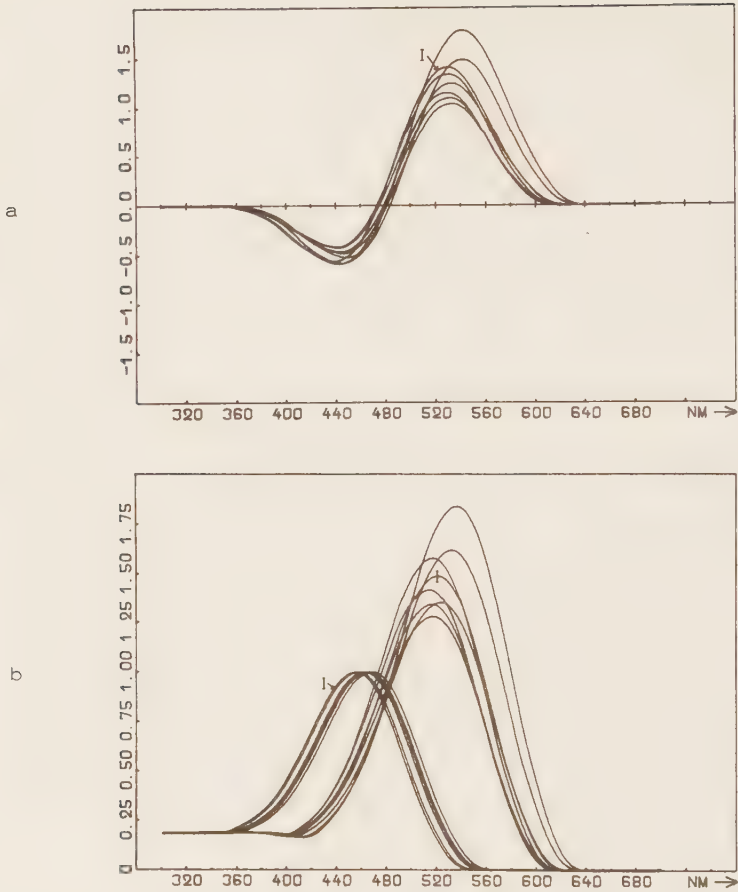


Abb. 14: Nomogramm-Differenzkurven (a) und die zugehörigen Sehsfarbstoffnomogramme (b) als beste Anpassung an Extinktions-Differenzspektren von 8 verschiedenen Ommatidien nach Adaptationen mit 580 nm und 450 nm, die alle vom Blausehsfarbstoff-Typ sind. Normierung auf die Maxima der Rhodopsin-Nomogramme.

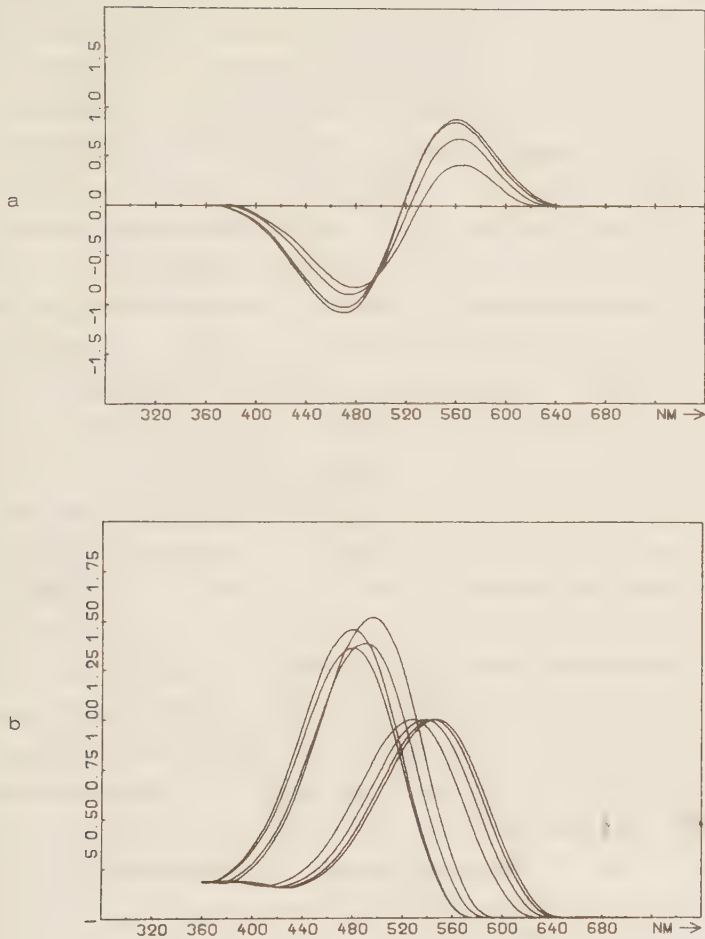


Abb. 15: Nomogramm-Differenzkurven (a) und die zugehörigen Sehschfarbstoffnomogramme (b) als beste Anpassung an Extinktions-Differenzspektren von 4 verschiedenen Ommatidien nach Adaptationen mit 580 nm und 450 nm, die alle vom Grünsehschfarbstoff-Typ sind. Normierung auf die Maxima der Rhodopsin-Nomogramme.

denen Augenpräparaten, die alle unter den gleichen Meß- und Adaptationsbedingungen durchgeführt worden waren. Mit alternierenden Blau- und Orangebelichtungen konnten die einzelnen Differenzspektren jeweils beliebig oft reproduziert werden. Jede der vierzehn Kurven wurde durch die Differenz zweier Rhodopsinnomogramme angepaßt. Das Verhältnis F_{GB} der Amplitude des grünen Nomogramms zu der des blauen Nomogramms, die für die Anpassung benutzt wurden, kann in diesem Falle gut als Kriterium für die Übereinstimmung der Form der einzelnen Differenzkurven benutzt werden. F_{GB} variiert zwischen 1,85 und 0,65. Ist der Quotient groß, so ist das Vorhandensein des Blausehfarbstoffs zu vermuten. Umgekehrt läßt ein kleiner Wert für F_{GB} auf den Grünsehfarbstoff schließen. Ordnet man die Meßkurven nach der Größe dieses Quotienten in drei Gruppen, die durch die Bedingung i: $F_{GB} \geq 1,25$, ii: $F_{GB} \leq 0,77$ und iii: $0,77 < F_{GB} < 1,25$ bestimmt sind, so ergeben sich innerhalb der drei Kurvenfamilien nur geringe Abweichungen der Differenzspektren untereinander. Die beiden Kurvenfamilien i und ii sind in Abb. 14 und Abb. 15 dargestellt. Die Abbildungen zeigen in Teil a die Nomogramm-Differenzkurven, die eine beste Anpassung an die Meßkurven ergeben, und in Teil b diese Nomogramme selbst. Alle Kurven sind auf das Rhodopsin-Maximum normalisiert. Acht der vierzehn Differenzkurven weisen eine hohe Extinktionsänderung im grünen Bereich auf (Abb. 14). Sie lassen sich durch das Vorhandensein des Blausehfarbstoffs vom Eledone-Typ erklären. Vier Kurven (Abb. 15) zeigen die Merkmale der Differenzkurven des Grünsehfarbstoffs vom Deilephila-Typ.

Abb. 16a und Abb. 16b zeigen die gemittelten Meßkurven der beiden Kurvenfamilien, die als typisch für die zwei Sehfarbstoffsysteme angesehen werden können. Bei der Mittelung wurde bewußt auf eine Normierung verzichtet, denn es erscheint gerechtfertigt anzunehmen, daß Meßkurven mit größeren Amplituden genauere Ergebnisse darstellen, und sie deshalb bei der Mittelwertbildung stärker zu bewerten. Die Blausehfarbstoffkurve in Abb. 16a wird am besten durch ein Rhodopsin mit maximaler Absorption

bei $\lambda_P = 462 \text{ nm}$ und ein Metarhodopsin mit maximaler Absorption bei $\lambda_M = 523 \text{ nm}$ angepaßt, die in einem Verhältnis von $F_M = 1,4$ zueinander stehen. Die Analyse der Grünehfarbstoffkurve in Abb. 16b ergibt ein Rhodopsin mit $\lambda_P = 544 \text{ nm}$, ein Metarhodopsin mit $\lambda_M = 485 \text{ nm}$ und ein $F_M = 1,5$.

Die zwei Differenzkurven der Gruppe iii, die im grünen Spektralbereich etwa 1,5 mal so große Extinktionsänderungen wie im Blau aufweisen, können durch keines der beiden Sehfärbstoffsysteme allein gedeutet werden. In Abb. 17a sind sie als angepaßte Differenzkurven dargestellt. Der Versuch, das aus beiden Meßkurven durch Mitteln entstandene Differenzspektrum in Abb. 17b durch die Summe von Nomogramm-Differenzkurven des Blau- und des Grünehfarbstoffsystems zu approximieren, gelang mit einer großen Genauigkeit. Die durchgezogene Kurve in Abb. 17b stellt die Summe der zwei Differenzkurven aus Abb. 16a und Abb. 16b mit den relativen Sehfärbstoffanteilen Blau : Grün = 2 : 1 dar. Es kann also vermutet werden, daß die Differenzkurven in Abb. 17 durch die photochemischen Reaktionen eines Gemisches der zwei nahezu symmetrisch angelegten Farbstoffsysteme zustandekommen: Orangebelichtung dieses Gemisches produziert fast einhundert Prozent Blausehfärbstoff einerseits und Metarhodopsin des Grünehfarbstoffs andererseits. Eine darauf folgende Blaubelichtung verschiebt das photochemische Gleichgewicht zugunsten des Grünehfarbstoffs und des Metarhodopsins des Blausehfärbstoffs. Nach jeder adaptiven Belichtung wird also ein Rhodopsin mit einer niedrigen molaren Absorption und ein Metarhodopsin mit hoher molarer Absorption gemessen. Dieser Umstand führt bei den Extinktions-Differenzspektren zu einer Annäherung der Größe der Extinktionsänderungen in Grün und Blau.

5.1.2.1.2. Extinktions-Differenzspektren nach Voradaptation mit 500 nm und 350 nm

Bei den elektrophysiologischen Untersuchungen hatte sich gezeigt, daß das

Abb. 16: Extinktions-Differenzspektren nach Adaptationen mit 580 nm und 450 nm und SehfARBstoffnomogramme.

- a) Vom BlausehfARBstoff-Typ; Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus den 8 Extinktions-Differenzspektren, deren Nomo-gramm-Anpassungen in Abb. 14 dargestellt sind. Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 SehfARBstoffnomogrammen mit $\lambda_P = 462 \text{ nm}$ und $\lambda_M = 523 \text{ nm}$, $F_M = 1.4$.
- b) Vom GrünsehfARBstoff-Typ; Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus den 4 Extinktions-Differenzspektren, deren Nomo-gramm-Anpassungen in Abb. 15 dargestellt sind. Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 SehfARBstoffnomogrammen mit $\lambda_P = 544 \text{ nm}$ und $\lambda_M = 485 \text{ nm}$, $F_M = 1,5$.

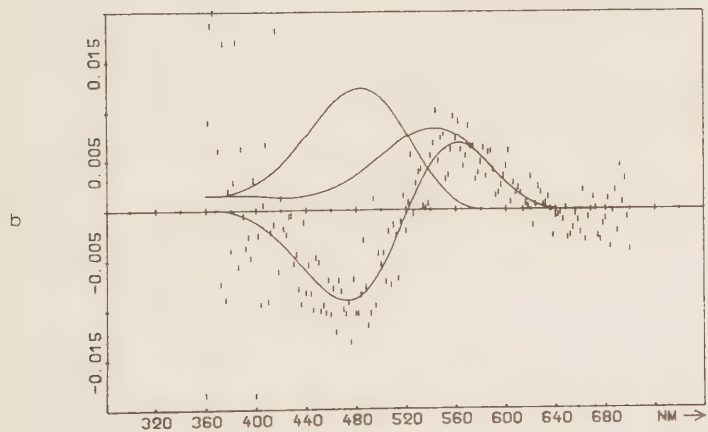
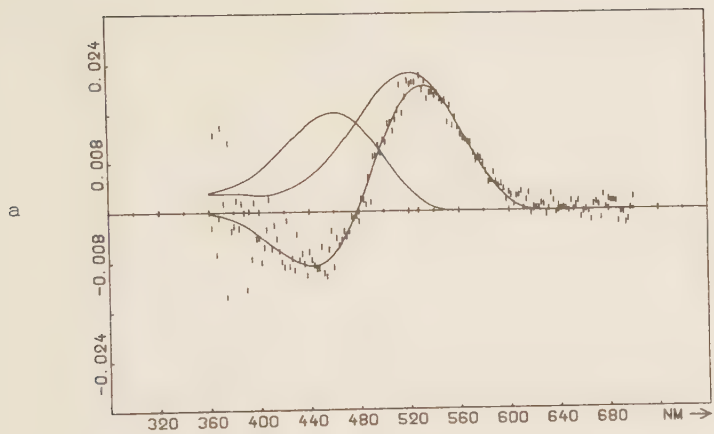
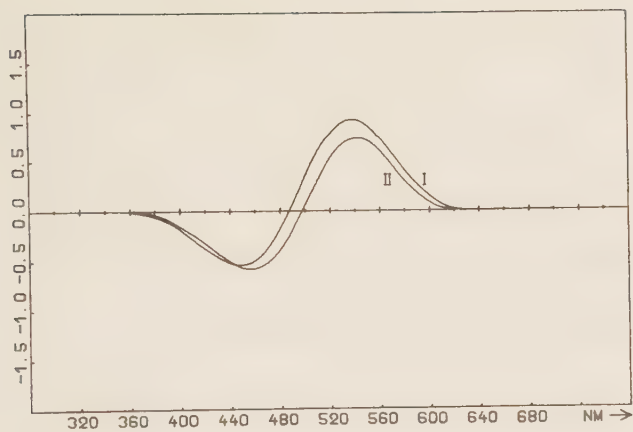


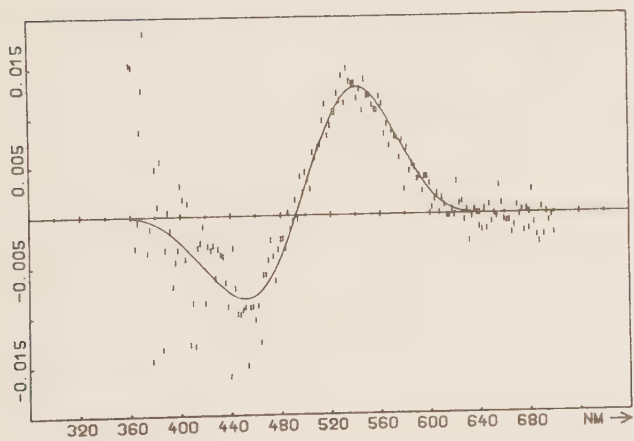
Abb. 17 a: Nomogramm-Differenzkurven als beste Anpassung an Extinktions-Differenzspektren von 2 verschiedenen Ommatidien nach Adaptationen mit 580 nm und 450 nm, die beide vom Blau- und Grünschfarbstoff-Mischtyp sind. Normierung auf die Maxima der jeweils längerwelligen Nomogramm-Partner.

b) Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus den 2 Extinktions-Differenzspektren, deren Nomogramm-Anpassungen in a) dargestellt sind. Durchgezogene Differenzkurve: Die angepaßten Nomogrammdifferenzen vom Blauschfarbstoff-Typ (Abb. 16 a) und vom Grünschfarbstoff-Typ (Abb. 16 b) sind mit der Gewichtung Blau : Grün wie 2 : 1 gemittelt.

a



b



Auge von *Gerris* ein deutliches Empfindlichkeitsmaximum im UV-Bereich besitzt. Es stellt sich somit die Frage, ob in diesem Falle ähnlich wie bei anderen Insekten (*Ascalaphus* und *Deilephila*) ein spezielles UV-Sehfarbstoffsystem existiert (Gogala et al., 1970; Hamdorf et al., 1971; Schwemer et al., 1971; Hamdorf et al., 1972; Schwemer and Paulsen, 1973). Zur Klärung dieses Problems wurden neben den schon geschilderten Messungen mit Blau- und Orangeadaptationen an den gleichen Ommatidien auch Differenzspektren nach UV- und Blaugrün-Adaptationen aufgenommen. Das Ergebnis einer solchen Messung ist in Abb. 18a dargestellt. Sie wurde an dem gleichen Ommatidium vorgenommen, von dem auch das Blau-Differenzspektrum in Abb. 12 stammt. Die Bestrahlung des mit 500 nm voradaptierten Ommatidiums mit Licht der Wellenlänge 350 nm führt zu einer Zunahme der Extinktion im blau-grünen Bereich und einer Extinktionsabnahme im UV (Kurve 18a₁). Eine nachfolgende Belichtung mit 500 nm ergibt ein invertiertes, in bezug auf Form und Größe identisches Differenzspektrum (Kurve 18a₂). Dieses Kurvenpaar kann durch nacheinander ausgeführte 350 nm und 500 nm Adaptationen beliebig oft reproduziert werden.

Daraus ergibt sich als Folgerung, daß ein Farbstoff mit maximaler Absorption im ultravioletten Bereich durch Quantenabsorption in ein anderes Pigment überführt wird, das blau-grünes Licht absorbiert, und sich dadurch in das UV-Pigment zurückverwandelt. Die Mittelwertskurve in Abb. 18b, die aus zehn solcher, nacheinander gemessener Differenzkurvenpaare errechnet wurde, zeigt ein Maximum bei etwa 500 nm, ein Minimum bei etwa 350 nm und einen isosbestischen Punkt bei etwa 400 nm. Die Computeranalyse ergibt die Differenz zweier Rhodopsinnomogramme mit maximaler Absorption bei $\lambda_P = 349 \text{ nm}$ und bei $\lambda_M = 504 \text{ nm}$ als die beste Anpassung an die Meßkurve. Paulsen and Schwemer (1972) konnten Retinal als chromophore Gruppe des UV-Sehfarbstoffs bei *Ascalaphus* nachweisen. Ein Vergleich der Ergebnisse bei *Ascalaphus* und *Deilephila* mit den vorliegenden Messungen läßt den Schluß zu, daß das UV absorbierende Pig-

ment ein Rhodopsin ist, welches die hohe UV-Empfindlichkeit des Auges verursacht. Das blau-grün absorbierende Pigment ist dann das zugehörige Metarhodopsin.

Die Messungen mit 500 nm/350 nm Bestrahlungen wurden an den gleichen Ommatidien durchgeführt, an denen zuvor mit Orange/Blau Voradaptationen Differenzkurven des Blau- und GrünsehfARBstoffsystems aufgenommen worden waren. Vier der vierzehn Meßstellen lieferten UV-Differenzspektren. Sie sind in Abb. 19a als Nomogramm-Differenzkurven dargestellt, die auf das Rhodopsin-Maximum normalisiert sind. Die Kurven weisen erhebliche Unterschiede in der relativen Höhe der Metarhodopsingipfel auf, die auf das ungünstigste Signal-Rauschverhältnis der Meßkurve besonders im ultravioletten Spektralbereich zurückgeführt werden können. Tatsächlich weichen die gemessenen Extinktionsänderungen im blau-grünen Bereich bei den vier Meßkurven nur wenig voneinander ab. Daraus ergibt sich bei der Angabe der charakteristischen Werte für das UV-SehfARBstoffsysteem eine gewisse Unsicherheit. Sie wurden auf die gleiche Weise wie bei dem Blau- und bei dem GrünsehfARBstoffsysteem ermittelt, indem die Differenzspektren von allen vier Meßstellen gemittelt und diese Mittelwertskurve durch SehfARBstoff-Nomogramme angepaßt wurde. Das Ergebnis dieser Analyse zeigt Abb. 19b. Die durchgezogene Kurve stellt die Differenz eines Rhodopsinsspektrums mit $\lambda_p = 354 \text{ nm}$ und eines Metarhodopsinspektrums mit $\lambda_M = 492 \text{ nm}$ dar, die in einem Verhältnis von $F_M = 1,7$ zueinander stehen.

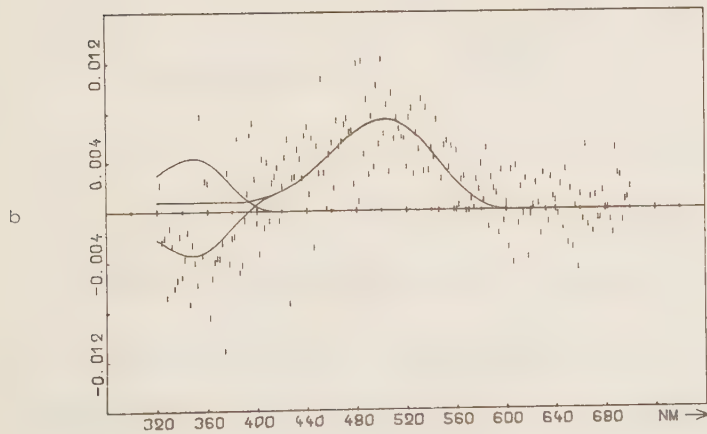
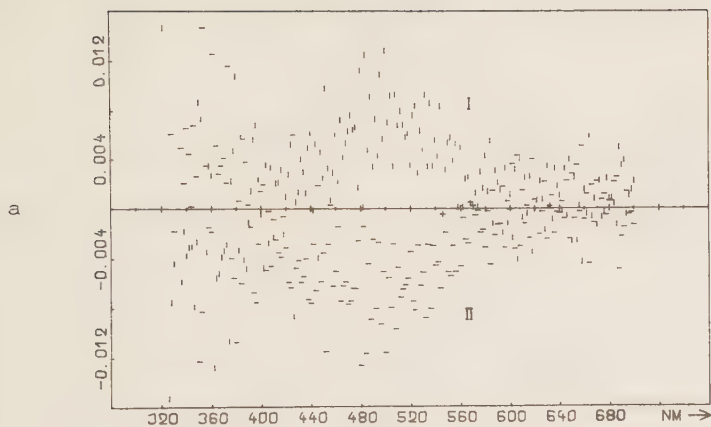
Die Kurven 19a_{II} in Abb. 19a wurden an Ommatidien gemessen, die ein typisches BlausehfARBstoff-Differenzspektrum lieferten. Die Kurve 19a_I (Abb. 19a) stammt von einem Ommatidium, an dem ein Differenzspektrum vom Blau-Grün-Mischtyp (Kurve II in Abb. 17a) gemessen wurde. Auf den ersten Blick ergibt sich, daß die drei UV-Spektren von den Ommatidien mit dem BlausehfARBstoff ihren Metarhodopsingipfel zu etwas höheren Wellenlängen verschoben haben. Es ist unsicher, ob bei der bestehenden Meßungenauigkeit dieser Unterschied als reell angesehen

Abb. 18: Extinktions-Differenzspektren eines Ommatidiums (dasselbe wie bei Abb. 12) nach Adaptationen mit 500 nm und 350 nm.

a) Kurve I: Extinktionsänderung aufgrund von UV-Belichtung (350 nm) nach vorangegangener Adaptation mit 500 nm;

Kurve II: eine darauf folgende Belichtung mit 500 nm ergibt ein spiegelsymmetrisches Differenzspektrum. Kurven gemittelt aus je 10 Durchläufen.

b) Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus a_I und a_{II} (invertiert). Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfärbstoffnomogrammen mit $\lambda_P = 349$ nm und $\lambda_M = 504$ nm, $F_M = 1.75$.



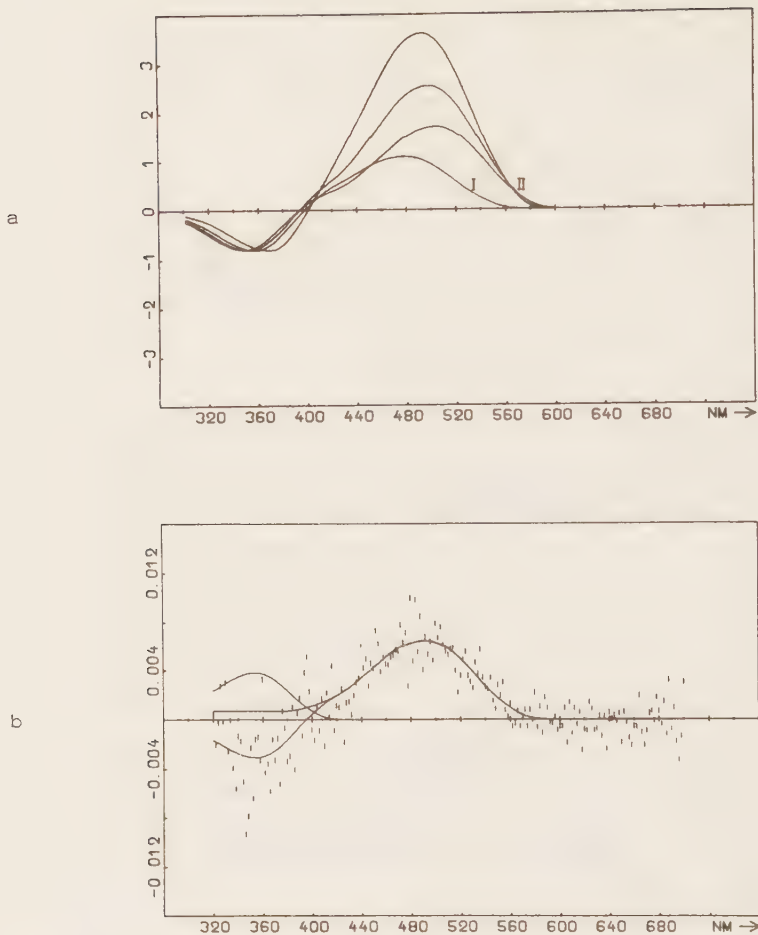


Abb. 19 a: Nomogramm-Differenzkurven als beste Anpassung an Extinktions-Differenzspektren von 4 verschiedenen Ommatidien nach Adaptationen mit 500 nm und 350 nm, die alle vom UV-Sehfarbstoff-Typ sind. Normierung auf die Maxima der Rhodopsin-Nomogramme.

b) Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus den 4 Extinktions-Differenzspektren, deren Nomogramm-Anpassungen in a) dargestellt sind. Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfarbstoff-nomogrammen mit $\lambda_P = 354 \text{ nm}$ und $\lambda_M = 492 \text{ nm}$, $F_M = 1,7$.

werden darf. Erklärt werden könnte dieses Phänomen dadurch, daß in den Ommatidien beide Sehfärbstoffsysteme gleichzeitig meßbar vorliegen. Innerhalb des Blausehfärbstoffsystems verschiebt das 500 nm Adaptationslicht aufgrund der bei dieser Wellenlänge etwas höheren Absorptionswahrscheinlichkeit des Metarhodopsins das photochemische Gleichgewicht zugunsten des Rhodopsins, während bei der 350 nm Adaptation die β -Absorption des Rhodopsins im ultravioletten Bereich Metarhodopsin erzeugt. Dadurch lagert sich ein relativ kleines Blau-Differenzspektrum, das bezüglich der Form mit einem Blau-Differenzspektrum nach 580 nm/450 nm Adaptationen übereinstimmt, über die UV-Differenzkurve und verschiebt den Metarhodopsingipfel zu etwas höheren Wellenlängen. Daß sich ein Blausehfärbstoffsystem durch 500 nm/350 nm Belichtungen hinsichtlich der Konzentrationen am Rhodopsin und Metarhodopsin verändern läßt, zeigt das Ergebnis einer Messung an einem Ommatidium, das bei 580 nm/450 nm Adaptationen ein typisches Blau-Differenzspektrum lieferte (Kurve 1 in Abb. 14a). In Abb. 20a ist die Extinktionsänderung dieses 500 nm voradaptierten Ommatidiums nach sättigender Belichtung mit 350 nm dargestellt.

Eine andere Situation ergibt sich, wenn ein Grünsehfärbstoffsystem mit 500 nm und 350 nm Lichtern bestrahlt wird. Das längerwellige Adaptationslicht trifft das Metarhodopsin mit einer höheren Wahrscheinlichkeit als den Grünsehfärbstoff und verschiebt das photochemische Gleichgewicht zugunsten des Rhodopsins. Die 350 nm Adaptation erzeugt aufgrund der β -Absorption des Rhodopsins in diesem Bereich wieder mehr Metarhodopsin. Die Bestrahlung eines "grünen" Rhodopsin-Metarhodopsin-Gemisches, das mit 500 nm Licht voradaptiert ist, mit ultraviolettem Licht würde nach diesen Überlegungen eine Abnahme der Extinktion im grünen und eine Extinktionszunahme im blauen Spektralbereich zeigen. Eine solche Differenzkurve konnte an dem Ommatidium gemessen werden, das mit 580 nm/450 nm Adaptationen das typische Grün-Differenzspektrum in Abb. 13 lieferte. Abb. 20b zeigt die Extinktionsänderung des blau-grün

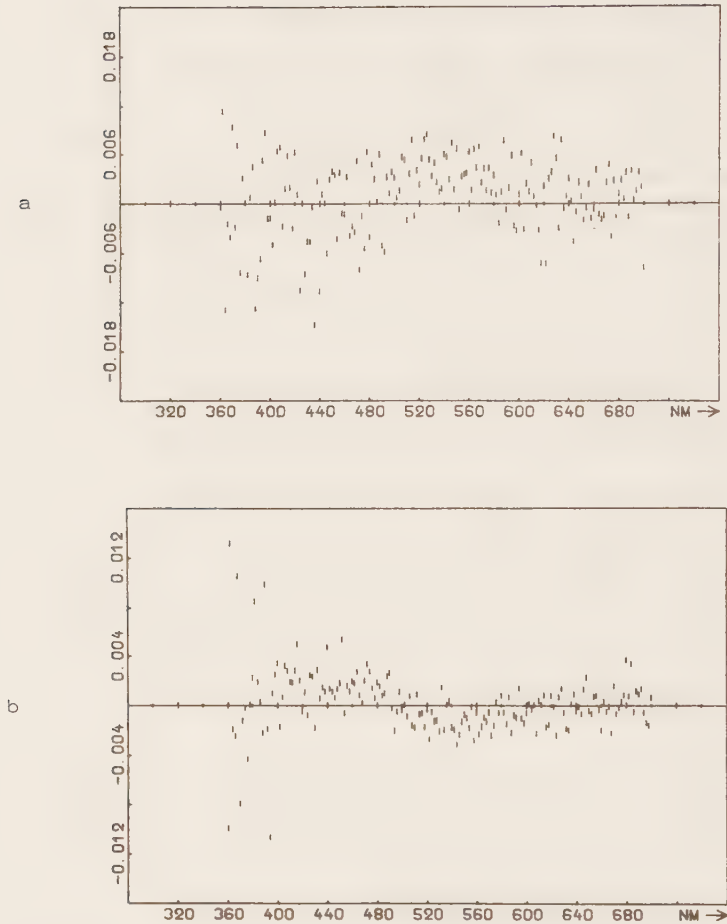


Abb. 20: Extinktions-Differenzspektren von verschiedenen Ommatidien nach Adaptationen mit 500 nm und 350 nm, die nicht vom UV-Sehfarbstoff-Typ sind.

- a) Von dem Ommatidium, von dem die Differenzkurve 14 a₁ (Abb. 14 a) vom Blausehfarbstoff stammt. Kurve gemittelt aus 6 Einzelmessungen.
- b) Von dem Ommatidium, von dem die Differenzkurven in Abb. 13 vom Grünschfarbstoff-Typ stammen. Kurve gemittelt aus 10 Einzelmessungen.

voradaptierten Ommatidiums nach Belichtung mit 350 nm. Dieses Ergebnis stimmt mit der Voraussage überein, daß unter 500 nm/350 nm Adaptationsbedingungen ein kleineres, invertiertes Grün-Differenzspektrum meßbar ist. Auf eine Nomogrammanpassung wurde wie bei dem kleinen Blau-Differenzspektrum wegen der geringen Amplitude und der großen Streuung verzichtet.

Liegt nun eine Mischung eines Grün- und eines Blausehfarbstoffsystems mit etwa gleichen Anteilen vor, so lassen sich die zu erwartenden Extinktionsänderungen auf 500 nm und 350 nm Adaptationen durch die Summe der zwei gegenläufigen Differenzkurven voraussagen. Die Effekte sollten sehr klein sein. Bei der UV-Differenzkurve 19a₁ (Abb. 19a) kann angenommen werden, daß sie von einem Ommatidium stammt, in dem neben dem UV-Sehfarbstoffsystem noch eine Mischung aus etwa gleichen Teilen des Blau- und des Grünsehfarbstoffs vorhanden war. Der dort ermittelte Wert $\lambda_M = 480$ nm für das Absorptionsmaximum des UV-Metarhodopsins scheint aus den eben genannten Gründen der Wahrscheinlichkeit mehr zu entsprechen als der Metarhodopsinwert der Mittelwertskurve (Abb. 19b) aus allen vier Messungen.

5.1.2.2. Mikrophotometrie an einzelnen Rhabdomeren

Für die photometrische Messung einzelner Rhabdomere wurde das beschriebene Einstrahl-Mikrophotometer benutzt, da seine Empfindlichkeit im Vergleich zu dem Zweistrahl-Mikrospektrometer um einen Faktor von etwa 10 x höher liegt.

5.1.2.2.1. Die zwei großen äußeren Rhabdomere

Abb. 21 zeigt Registrierungen einer Messung an einem großen äußeren

Rhabdomer eines Ommatidiums aus dem lateralen Augenbereich. Die Belichtung des blau voradaptierten Rhabdomers mit grünem Licht (521 nm) erhöht die Transmission bei dieser Wellenlänge bis zu einem Endwert, der solange konstant bleibt, wie die Bestrahlungswellenlänge nicht geändert wird. Eine nachfolgende Belichtung mit 449 nm erhöht ebenfalls die Transmission bei dieser Wellenlänge bis zu einem konstanten Wert. Diese Belichtungen konnten beliebig oft mit dem gleichen Ergebnis wiederholt werden. Jedesmal war die Transmissionszunahme bei dem blauen Testlicht geringer als bei 521 nm. Die Testwellenlänge 521 nm liegt nahe dem isosbestischen Punkt des Grünehfarbstoffsystems, wie es sich aus den mikrospektralphotometrischen Messungen an ganzen Ommatidien darstellt (Abb. 16b, Kap. 5.1.2.1.).

Ein Gemisch aus Grünehfarbstoff und dem dazugehörigen Metarhodopsin verändert seine Transmission bei dieser Testwellenlänge nicht. Im Gegensatz dazu werden durch das Blausehfarbstoffsystem (Abb. 16a, Kap. 5.1.2.1.) bei 449 nm und 521 nm nahezu maximale Extinktions- und damit auch Transmissionsänderungen im gefundenen Größenverhältnis von Grün zu Blau hervorgerufen.

Bei wechselweise durchgeführten Belichtungen mit 586 nm und 486 nm verändern sich die Transmissionen bei diesen Wellenlängen kaum: Bei 486 nm ist eine geringe Erniedrigung und bei 586 nm eine geringfügige Erhöhung der Transmission zu beobachten. Nahe bei 486 nm liegt einerseits der isosbestische Punkt des Blausehfarbstoffsystems und andererseits das Maximum der Extinktionsänderung bei der Grün-Differenzkurve. Das Grünehfarbstoffsystem würde den Abbau seines Metarhodopsinanteils durch die 486 nm Bestrahlung mit einer Transmissionszunahme bei dieser Wellenlänge anzeigen. Im Gegensatz dazu verursacht das Blausehfarbstoffsystem bei 486 nm nur eine kleine Transmissionsabnahme. Das Ergebnis des Experiments macht wahrscheinlich, daß in diesem großen äußeren Rhabdomer der Blausehfarbstoff lokalisiert ist.

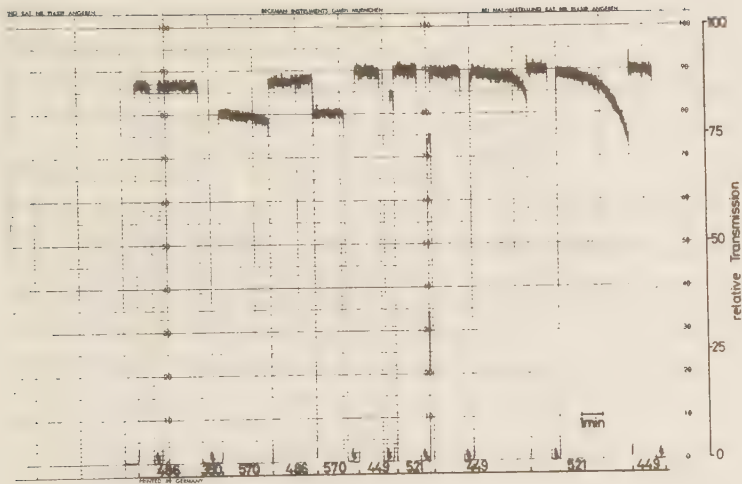


Abb. 21: Änderung der Transmission eines großen äußeren Rhabdomers (gemessen als Strom des Photomultipliers) hervorgerufen durch wechselnde monochromatische Belichtungen (Originalregistrierung). Die Belichtung erfolgte mit einer Wolframlampe oder mit einer XBO-Lampe hoher Leuchtdichte ($\frac{1}{2}$). Nahezu vollständige Änderung der Pigmentkonzentrationen ergaben sich bei Belichtung mit der Wolframlampe innerhalb von 3 - 4 min, mit der XBO dagegen innerhalb von 20 - 30 sec. Laufrichtung der Registrierung: von rechts nach links.

Um diese Vermutung zu überprüfen, wurde ein Differenzspektrum zwischen langwelliger (570 nm) und kurzwelliger (449 nm) Adaptation aufgenommen (s. 4.2.2.3.2.). Abb.22 zeigt die Originalregistrierung dieser Messung. Die Adaptationen erfolgten mit einer XBO-Lampe für mindestens eine Minute bei voller Intensität, die schon bei 30 sec Belichtungszeit sättigend wirkte (Abb. 21). Die Meßlichtintensitäten wurden so gering wie möglich gehalten: Die Intensitäten der Testlichter 449 nm und 521 nm waren im Vergleich zum Vorversuch (Abb. 21) um 50 % reduziert. Dadurch trat während der Meßzeiten von 5 sec - 10 sec kaum eine Veränderung des Adaptationszustandes ein, wie aus dem zeitlichen Verlauf der Transmissionsänderungen in Abb. 21 deutlich wird. Die Differenzkurve, die aus der Messung in Abb. 22 errechnet wurde, ist in Abb. 23 dargestellt. Sie zeigt denselben Verlauf wie das Blau-Differenzspektrum von ganzen Ommatidien (Abb. 16a), das als Amplituden-angepaßte Fitkurve in Abb. 23 zusätzlich eingezeichnet ist.

Diese Experimente wurden an siebzehn verschiedenen Rhabdomeren vom gleichen morphologischen Typ wiederholt. In drei Fällen erfolgten die Messungen an den paarweise vorhandenen, großen äußeren Rhabdomeren eines Ommatidiums. Alle diese Experimente lieferten die gleichen Ergebnisse: Bei wechselnden Belichtungen mit 521 nm und 449 nm zeigten die Rhabdomere Transmissionsänderungen, wobei die Erhöhung der Transmission bei grünem Testlicht immer wesentlich größer war als bei blauem Licht. Die anschließend aufgenommenen Differenzspektren zwischen 570 nm und 449 nm haben alle die charakteristische Form des Blau-Differenzspektrums. Sie unterscheiden sich in der absoluten Größe der Extinktionsänderungen, doch sind diese Unterschiede bis auf eine Ausnahme gering. Dieses eine Differenzspektrum ist um einen Faktor $2 \times - 4 \times$ deutlich größer als alle anderen. Die Mittelwertkurve aus sämtlichen 18 Messungen ist in Abb. 24 dargestellt. Das Spektrum wird optimal durch die Differenz eines Rhodopsinnomogramms mit $\lambda_P = 458 \text{ nm}$ und eines Metarhodopsinnomogramms mit $\lambda_M = 528 \text{ nm}$ angepaßt, die in einem Verhältnis von $F_M = 1,65$ zueinanderstehen.

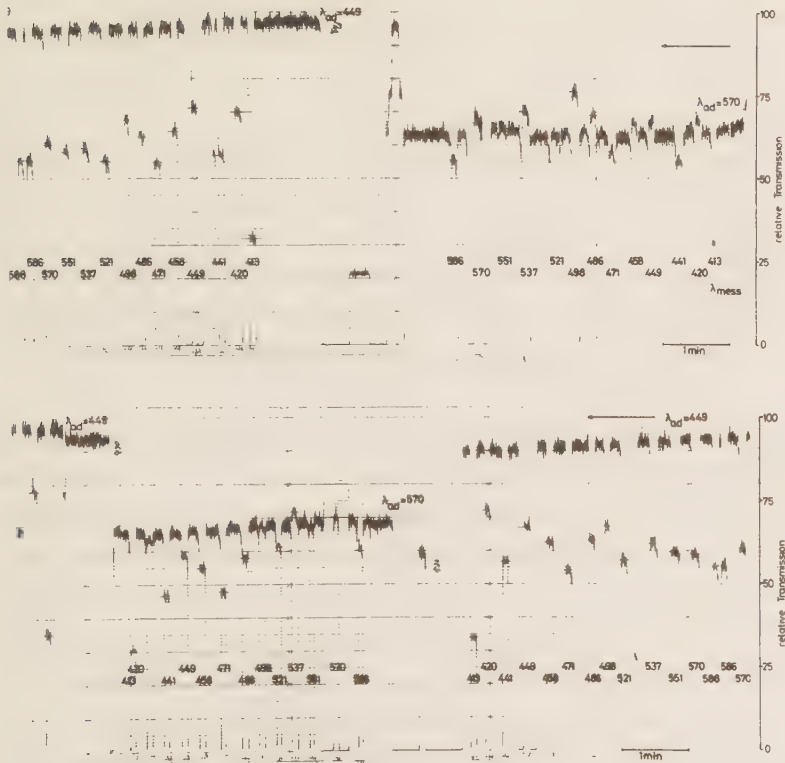


Abb. 22: Transmissionsänderung eines großen äußeren Rhabdomers (das-
 selbe wie bei Abb. 21) bei 13 verschiedenen Wellenlängen (λ_{mess}) hervor-
 gerufen durch sättigende Belichtung mit 2 verschiedenen Wellenlängen (λ_{ad}).
 Nach etwa 1-mühtiger XBO-Belichtung mit der Adaptationswellenlänge λ_{ad}
 wurde der Rezeptor wechselnd mit der Adaptationswellenlänge (λ_{ad}) und den
 13 Meßwellenlängen (λ_{mess}) von der Wolframlampe bestrahlt. Darauf erfolg-
 te eine XBO-Bestrahlung mit der anderen Adaptationswellenlänge - und wie-
 derum wechselnde Belichtungen ($\lambda_{\text{ad}} - \lambda_{\text{mess}}$) - mit der Wolframlampe.
 Dasselbe erfolgte dann in umgekehrter Reihenfolge der Meßwellenlängen, da-
 nach wiederum ein Wechsel der Adaptationswellenlänge. Anschließend wurde
 der gesamte Vorgang mit einer umgekehrten Reihenfolge der gleichen Adapta-
 tionswellenlängen wiederholt (nicht mehr vollständig abgebildet). Laufrichtung
 der Registrierung: rechts oben nach links oben, anschließend rechts unten
 nach links unten, mit einem Überlappungsbereich zwischen links oben und
 rechts unten.

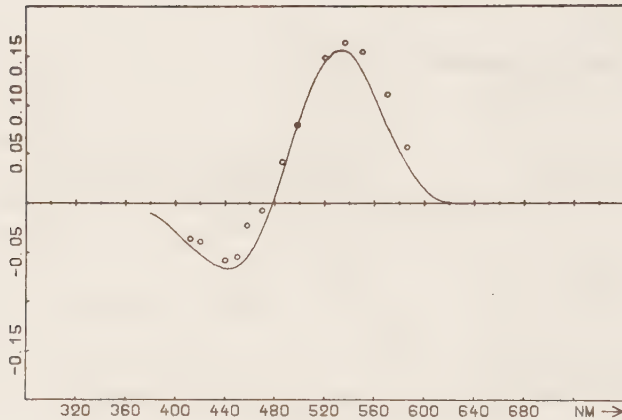


Abb. 23: Extinktions-Differenzspektrum eines großen äußeren Rhabdomers (dasselbe wie bei Abb. 21, 22) nach Adaptationen mit 570 nm und 449 nm. Punkte: Die Extinktions-Differenzen wurden aus den Transmissionsänderungen der vollständigen Meßserie von Abb. 22 errechnet. Durchgezogene Differenzkurve: Nomogramm-Anpassung an das typische Blausehfarbstoff-Differenzspektrum von einzelnen Ommatidien (Abb. 16a).

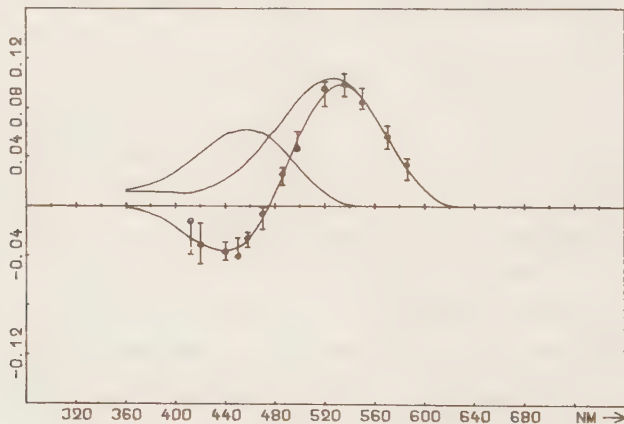


Abb. 24: Extinktions-Differenzspektrum von 18 großen äußeren Rhabdomeren nach Adaptationen mit 570 nm und 449 nm. Punkte: Extinktions-Differenzen aus den Ergebnissen von 18 verschiedenen Messungen gemittelt. Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfarbstoffnomogrammen mit $\lambda_P = 458$ nm und $\lambda_M = 528$ nm, $F_M = 1,65$. Fehlerbalken: Abweichung der Kurvenform der einzelnen Meßkurven von der Nomogramm-Anpassung (durchgezogene Differenzkurve) als Standardabweichung.

5.1.2.2.2. Die vier kleinen äußeren Rhabdomere

Die vier kleinen äußeren Rhabdomere reagierten auf wechselseitige Adaptationen mit 521 nm und 449 nm vollkommen anders. Abb. 25 zeigt die Originalregistrierung eines solchen Versuchs. Die Bestrahlung des mit 521 nm voradaptierten Rhabdomers mit blauem Licht führt zu einer geringfügigen Transmissionserhöhung bei dieser Wellenlänge. Eine darauf folgende Belichtung mit 521 nm verändert die Transmission bei dieser Wellenlänge nicht. Wird im Laufe einer anderen Belichtungsserie das Präparat mit orangefarbenem Licht (586 nm) voradaptiert, so erhöht sich bei einer nachfolgenden 486 nm-Bestrahlung die Transmission des Rhabdomers bis zu einem konstanten Wert. Die anschließend gemessene Transmission bei 586 nm zeigt dagegen keine Änderung. Diese Belichtungsfolgen ergeben bei beliebiger Wiederholung dieselben Resultate. Obwohl die meßbaren Transmissionsänderungen sehr gering waren, ließen sich die gleichen Effekte in einer Vielzahl von Fällen an diesem Rhabdomertyp erzielen. Nur bei wenigen Rhabdomeren führten weder die beiden Adaptationsfolgen 521 nm/449 nm und 586 nm/486 nm, noch wechselseitige 486 nm und 350 nm Belichtungen zu erkennbaren Transmissionsänderungen. Ein Vergleich dieser Ergebnisse mit den Grün- und Blau-Differenzspektren (s. Abb. 16) lassen - analog der Interpretation der Messungen an den großen äußeren Rhabdomeren - den Schluß zu, daß in den 4 kleinen äußeren Rhabdomeren der Grünsefarbstoff lokalisiert ist.

Nur bei 8 dieser Rhabdomere gelang es, Differenzspektren zwischen 586 nm und 471 nm Adaptationen zu bestimmen. Die Gründe dafür sind, daß schon die geringsten Instabilitäten im Meßsystem Veränderungen der Basislinie bewirken, was bei der Kleinheit der auftretenden Transmissionsänderungen eine Auswertung der Transmissionsunterschiede unmöglich macht. Das aus allen 8 Kurven durch Mitteln gewonnene Differenzspektrum ist in Abb. 26 dargestellt. Die Anpassung der Meßpunkte durch die Differenz zweier Nomogramme ermittelt für die maximale Absorption des Rhodopsins

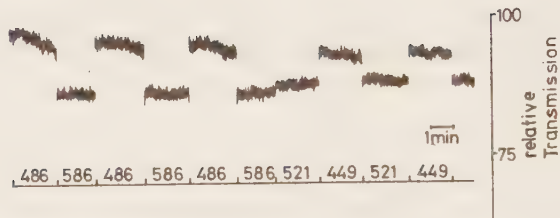


Abb. 25: Änderung der Transmission eines kleinen äußeren Rhabdomers (gemessen als Strom des Photomultipliers) hervorgerufen durch wechselnde monochromatische Belichtungen (Originalregistrierung). Lichtintensitäten wie bei Abb. 21.

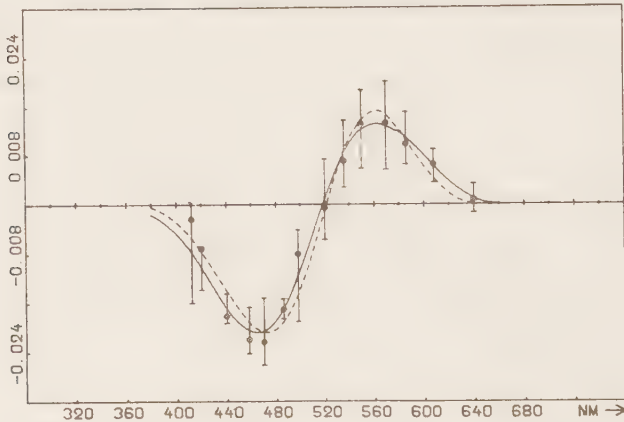


Abb. 26: Extinktions-Differenzspektrum von 8 kleinen äußeren Rhabdomeren nach Adaptationen mit 586 nm und 471 nm. Punkte: Extinktions-Differenzen aus den Ergebnissen von 8 verschiedenen Messungen gemittelt. Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus 2 Sehfarbstoffnomogrammen mit $\lambda_P = 560$ nm und $\lambda_M = 470$ nm, $F_M = 1,75$ als beste Nomogramm-Anpassung. Gestrichelte Differenzkurve: Nomogramm-Anpassung an das typische Grünsehfarbstoff-Differenzspektrum von ganzen Ommatidien (Abb. 16b). Fehlerbalken: Abweichung der Kurvenform der einzelnen Meßkurven von der Nomogramm-Anpassung (durchgez.Differenzkurve) als Standardabweichung.

ein $\lambda_P = 560$ nm, des Metarhodopsins $\lambda_M = 470$ nm und ein Verhältnis der molaren Absorptionen von $F_M = 1,75$. Die Werte weichen von den charakteristischen Daten des Grün-Differenzspektrums ($\lambda_P = 540$ nm, $\lambda_M = 485$ nm, $F_M = 1,4$) aus 5.1.2.1.1. (Abb. 16b) ab, doch auch dieses Spektrum (gestrichelte Kurve) liefert im Rahmen der bestehenden Meßgenauigkeit eine relativ gute Anpassung an die Meßpunkte.

5.1.2.2.3. Das zentrale, distale Rhabdomer

Messungen an den zentralen Rhabdomeren des lateralen Augenteils erwiesen sich als sehr schwierig. Das distal angeordnete, einzelne Rhabdomer hat eine Länge von etwa $50 \mu\text{m}$. In einem Präparat, in dem es sich sichtbar darstellt, ist es in den meisten Fällen nur mit einer geringeren Länge verblieben. Bei den geringen Effekten, die die Messungen an den äußeren, besonders an den 4 kleinen äußeren Rhabdomeren, auf eine Länge von schätzungsweise $70 \mu\text{m} - 100 \mu\text{m}$ erbrachten, werden die Schwierigkeiten der photometrischen Messung an einer Struktur gleichen Durchmessers bei einer viel geringeren Schichtdicke deutlich. Nur in einem Falle gelang die Aufnahme eines Differenzspektrums zwischen 570 nm und 449 nm Adaptationen (Abb. 27). Die Nomogrammanpassung liefert für $\lambda_P: 545$ nm, $\lambda_M: 455$ nm und für $F_M: 1,7$. Diese Werte sprechen dafür, daß die Differenzkurve durch das Grünsehfarbstoffsystem verursacht wird. Allerdings ist der ermittelte Wert für das Absorptionsmaximum des Metarhodopsins um mindestens 20 nm in den kürzerwelligen Bereich verschoben. Will man jedoch nicht aufgrund dieser Einzelmessung, die sehr geringe Extinktionsänderungen mit wahrscheinlich großen Fehlern aufzeigt, die Existenz weiterer Sehfarbstoffsysteme vermuten, so erlaubt die größere Ähnlichkeit dieser Differenzkurve mit dem Grün- als mit dem Blau-Differenzspektrum den Schluß, daß in diesem einen zentralen, distal angeordneten Rhabdomer der Grünsehfarbstoff gemessen wurde.

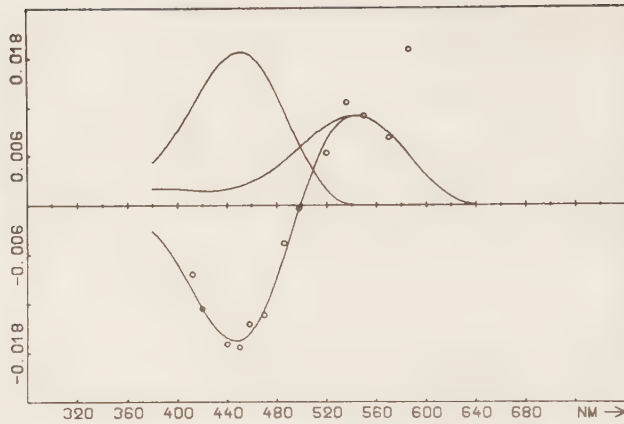


Abb. 27: Extinktions-Differenzspektrum eines distalen zentralen Rhabdomers nach Adaptationen mit 570 nm und 449 nm.

Punkte: Extinktions-Differenzen, errechnet aus den Transmissionsänderungen einer Meßserie. Durchgezogene Differenzkurve: Differenzen aus den 2 Sehfärbstoffnomogrammen mit $\lambda_P = 545 \text{ nm}$ und $\lambda_M = 455 \text{ nm}$, $F_M = 1,7$.

5.1.2.2.4. Die zwei zentralen, proximalen Rhabdomere

Bei der mikrophotometrischen Messung der zentralen, proximalen Rhabdomere bestand neben der Kleinheit der meßbaren Transmissionsänderungen noch eine weitere Schwierigkeit: Die beiden zentralen Rhabdomere rücken im proximalen Drittel des Rhabdoms sehr nah an die großen äußeren Rhabdomere heran. Dies zeigt sich im mikroskopischen Bild darin, daß die beiden erleuchteten Rhabdomere optisch kaum voneinander getrennt sind (Abb. 5b). Mit der beschriebenen Meßanordnung gelingt es nun sehr gut, nur das kleinere zentrale Rhabdomer auf Photokathode abzubilden. Doch bei den geringsten Veränderung der Schärfenebene im mikroskopischen Bild oder bei der kleinsten seitlichen Verschiebung des Präparates erreicht gleich ein beträchtlicher Anteil des Lichtes, das aus den großen äußeren Rhabdomeren austritt, entweder als Streulicht oder direkt die Photokathode. Um diese Fehlerquelle auszuschalten, wurde das mikroskopische Bild nach jeder Messung auf derartige Veränderungen überprüft und nur solche Messungen ausgewertet, bei denen die direkte Beeinflussung des Ergebnisses durch das Nachbarrhabdomer, das das Blaufarbstoffsystem enthält, auszuschließen war.

Diese Maßnahme erweist sich im Hinblick auf die Ergebnisse insofern als sehr wichtig, als drei von den sechs zentralen, proximalen Rhabdomeren, an denen unter den genannten Bedingungen die Aufnahme von Differenzspektren zwischen 570 nm und 449 nm Adaptationen gelang, typische Blau-Differenzspektren lieferten. Die drei Kurven stimmen in bezug auf die Kurvenform und die Amplitude sehr gut miteinander überein. Dies drückt sich bei der Darstellung der Mittelwertkurve (Abb. 29) in den kleinen Fehlerbalken aus. Die Nomogrammanalyse ermittelt für λ_P : 455 nm, λ_M : 528 nm und für F_M : 1,35. Allerdings stammt auch von einem dieser Rhabdomere eine Registrierung (Abb. 29), die eine Transmissionsänderung auf wechselnde 350 nm und 486 nm Belichtungen zeigt. Während eine schwache Reaktion auf 521 nm/449 nm Adaptationen

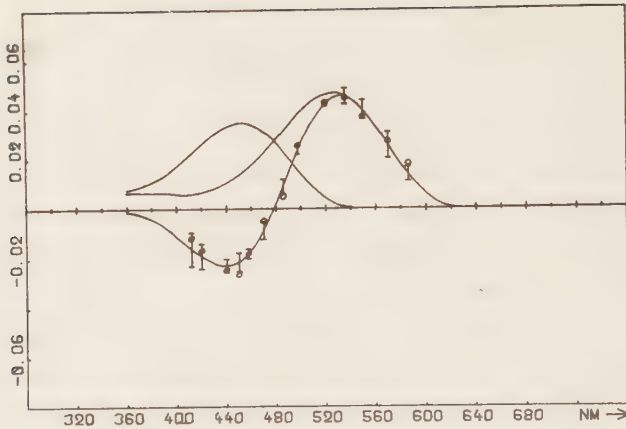


Abb. 28: Extinktions-Differenzspektrum (Blausehfarbstoff-Typ) von 3 proximalen zentralen Rhabdomeren nach Adaptationen mit 570 nm und 449 nm. Punkte: Extinktions-Differenzen aus den Ergebnissen von 3 verschiedenen Messungen gemittelt. Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfarbstoffnomogrammen mit $\lambda_P = 455$ nm und $\lambda_M = 528$ nm, $F_M = 1,35$. Fehlerbalken: Abweichung der Kurvenform der einzelnen Meßkurven von der Nomogramm-Anpassung (durchgez. Differenzkurve) als Standardabweichung.

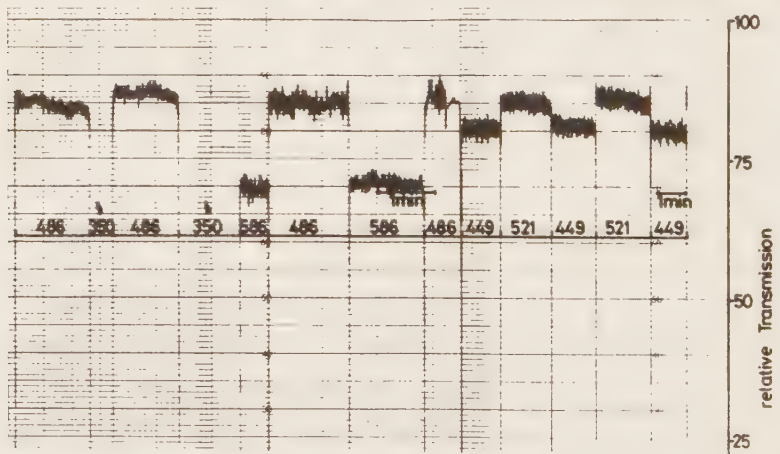


Abb. 29: Änderung der Transmission eines proximalen zentralen Rhabdomers, welches in Abb. 28 mit berücksichtigt wurde, hervorgerufen durch wechselnde monochromatische Belichtungen (Originalregistrierung). Die Belichtung erfolgte mit einer Wolframlampe oder mit einer XBO-Lampe hoher Leuchtdichte ($\frac{1}{4}$). Lichtintensitäten wie bei Abb. 21 und Abb. 25).

und die Konstanz der Transmission bei 586 nm/486 nm Belichtungen daraufhin deuten, daß der Blausehfarbstoff in geringer Menge vorhanden ist, läßt sich die Transmissionszunahme bei der 486 nm-Bestrahlung nach vorhergegangener UV-Adaptation nur durch das UV-Sehfarbstoffsystem erklären, dessen Existenz im Auge von Gerris durch die mikrospektrophotometrischen Messungen an ganzen Ommatidien nachgewiesen wurde (5.1.2.1.2., Abb. 19b). Allein bei einem anderen zentralen, proximalen Rhabdomer, an dem aus den genannten Gründen die Aufnahme eines Differenzspektrums nicht gelang, konnte ein ähnlicher Sachverhalt beobachtet werden. In allen anderen Fällen erbrachten wechselnde 350 nm/486 nm Belichtungen keine meßbaren Effekte.

An drei weiteren zentralen, proximalen Rhabdomeren gelang die Aufnahme von Differenzspektren zwischen 570 nm und 449 nm Adaptationen. (Abb. 30). Diese Differenzkurven zeigen einen deutlich anderen Verlauf als die Blaukurven. Einer kleinen Extinktionszunahme im grünen Bereich steht eine größere Extinktionsabnahme im blauen Spektralbereich gegenüber. Sie ähneln damit den Grün-Differenzspektren, doch sind ihre Extinktionsmaxima und -minima und der isosbestische Punkt um etwa 20 nm zu kürzeren Wellenlängen hin verschoben.

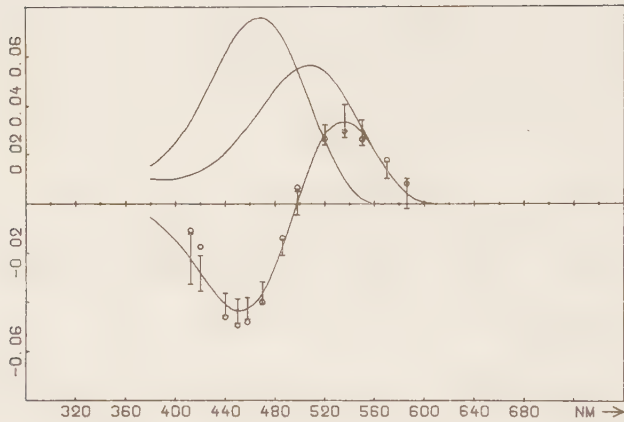


Abb. 30: Extinktions-Differenzspektrum (Grünsehfärbstoff-Typ) von 3 proximalen zentralen Rhabdomeren nach Adaptationen mit 570 nm und 449 nm. Punkte: Extinktions-Differenzen aus den Ergebnissen von 3 verschiedenen Messungen gemittelt. Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfärbstoffnomogrammen mit $\lambda_P = 510$ nm und $\lambda_M = 470$ nm, $F_M = 1,35$. Fehlerbalken: Abweichung der Kurvenform der einzelnen Meßkurven von der Nomogramm-Anpassung (durchgez. Differenzkurve) als Standardabweichung.

5.2. Spodoptera exempta

5.2.1. Elektrophysiologie

5.2.1.1. Eigenschaften der Potentiale und Intensitätsabhängigkeitskurven

Die Retinae der mit Procain vorbehandelten Kopfpräparate liefern auf rechteckförmige Lichtreize (Reizdauer 200 msec) negative, monophasische Potentialsänderungen (Abb. 31). Die Form der Potentiale ändert sich mit der Reizstärke. Bei niedrigen Intensitäten sind sie etwa rechteckig, bei höheren Intensitäten setzt nach Erreichen eines Spitzenwertes ein Abklingen der elektrischen Antwort ein. Der Übergang zwischen beiden Formen fällt in der Regel in den Bereich der unteren Krümmung der Intensitätsabhängigkeitskurve. Bei Annäherung an den Sättigungsbereich der Intensitätsabhängigkeitskurve verlangsamt sich der Abfall des Potentials nach Reizende kurz vor Erreichen des Dunkelwertes etwas. Die elektrische Antwort stellt somit ein reines Rezeptorpotential dar. Innerhalb des Spektrums haben wirksamere Wellenlängen denselben Effekt wie Erhöhung der Intensität. Ausgewertet wurden jeweils die Spitzenwerte der Rezeptorpotentiale. Die maximalen Antworten lagen je nach Präparat zwischen 2 mV und 6 mV. Konstante Antworten in der beschriebenen Form konnten für 2 bis 5 Stunden registriert werden. Die Orientierung der Präparate zur Reizquelle, um maximale Antworten zu erhalten, spielte keine Rolle, da der dioptrische Apparat zusammen mit dem distalen Schirmpigment entfernt worden war.

Die Intensitätsabhängigkeitskurven (Abb. 32) verhalten sich über einen Intensitätsbereich von annähernd 3 log Einheiten linear. Der Steigungswinkel des linearen Kurventeils ist unabhängig von der Wellenlänge. Daher können die Wirksamkeitskurven nach dem in Methode 4.1.4. beschriebenen Verfahren in spektrale Empfindlichkeiten umgerechnet werden.

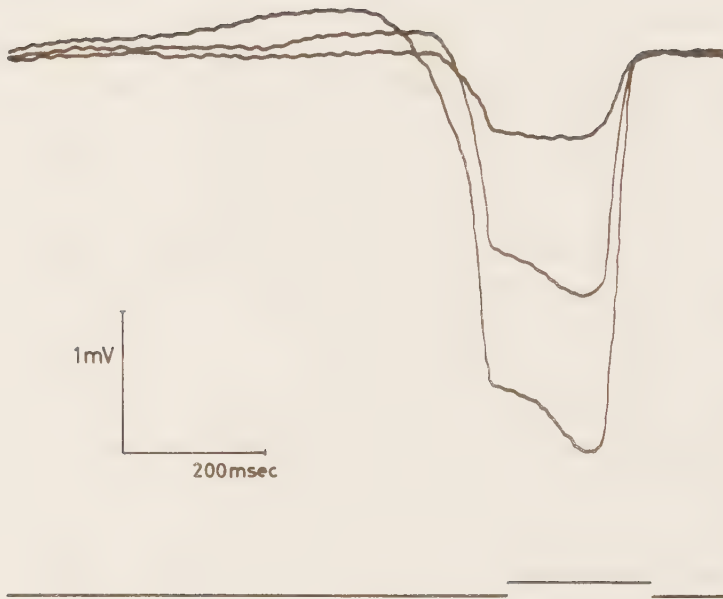


Abb. 31: Intensitätsabhängigkeit des Belichtungspotentials bei der Testwellenlänge 530 nm; lateraler Augenbereich. Reizdauer: 200 ms, Reizfolge: 30 sec. Relative Intensitäten: 10^{-3} , 10^{-2} , 10^{-1} .

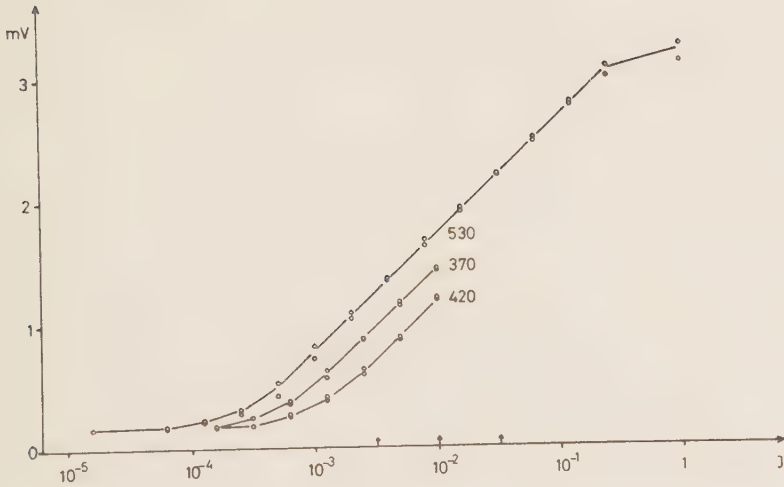


Abb. 32: Intensitätsabhängigkeitskurven eines Auges (lateralen Augenbereich) gemessen bei 530 nm, 420 nm und 370 nm. Die Pfeile geben die Intensitäten der Meßlichter an, die für die Messung der spektralen Empfindlichkeit benutzt wurden.

Die Form der Empfindlichkeitskurven ist unabhängig von der Testlichtreihenfolge und dem verwendeten Quantenniveau, das bei 3×10^{-3} , 10^{-2} und 3×10^{-2} rel. Intensität lag (Abb. 32). Die Steigerung des linearen Kurventeils ist bei den einzelnen Präparaten je nach Höhe der Maximalantworten unterschiedlich. Bei ein und demselben Präparat ist sie jedoch unabhängig von den Versuchsbedingungen konstant.

5.2.1.2. Spektrale Empfindlichkeit

Spektrale Empfindlichkeitskurven, die mit den zwei verschiedenen Meßanordnungen unter gleichen Ableitbedingungen (Sitz der differentiellen Elektrode in der Retina) aufgenommen wurden, unterscheiden sich kaum (Abb. 33). Bei beiden Präparaten tauchte die differente Elektrode in den medio-ventralen Bereich ein. Die Empfindlichkeit zeigt ein Maximum im grünen Teil des Spektrums zwischen 520 nm und 530 nm und einen zweiten Gipfel im UV bei etwa 360 nm.

5.2.1.2.1 Messungen an verschiedenen Augenbereichen

Bei einer Veränderung des Abgreifpunktes der differentiellen Elektrode in der Retina wurden unterschiedliche spektrale Empfindlichkeiten gemessen (Abb. 34). Ableitungen aus dem dorsalen Augenteil (Δ) liefern spektrale Empfindlichkeitskurven mit einem Maximum bei 498 nm und einem sich andeutenden, hohen Maximum im UV. Empfindlichkeitskurven von Präparaten mit median ($\blacklozenge$) bzw. ventral (∇) sitzenden, differentiellen Elektroden haben einen schmalen Gipfel bei 524 nm. Der relative Empfindlichkeitsteil im Blau und andeutungsweise im UV ist wesentlich geringer. Die beiden Kurven, dorsal (Δ) und ventral (∇),

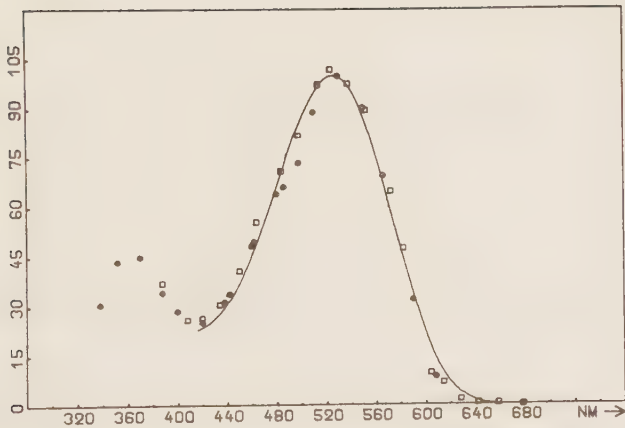


Abb. 33: Mittlere Empfindlichkeitskurven von Präparaten des lateralen Augenbereiches aufgenommen in den 2 verschiedenen Meßanordnungen.

●: Meßanordnung a, 7 Wirksamkeitskurven von 3 Präparaten; □: Meßanordnung b, 5 Wirksamkeitskurven von 2 Präparaten. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Messungen betrugen weniger als 20 % der jeweiligen Maximalempfindlichkeit. Durchgezogene Linie: Summe von SehfARBstoffsNOMogrammen (λ_{max} : 520 nm; 560 nm) als beste Anpassung an die Empfindlichkeitskurven mit den prozentualen Anteilen (65; 35).

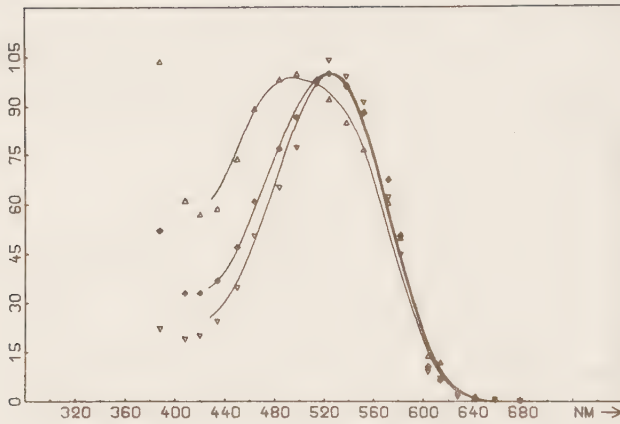


Abb. 34: Mittlere Empfindlichkeitskurven von Präparaten der verschiedenen Augenbereiche. Δ : Dorsal, 2 Wirksamkeitskurven; $\blacklozenge$: Lateral, 2 Wirksamkeitskurven; ∇ : Ventral, 3 Wirksamkeitskurven. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Messungen aus je einem Augenbereich betrugen weniger als 15 % der Maximalempfindlichkeiten. Durchgezogene Linien: Summen von Sehfärbstoffnomogrammen (λ_{max} : 460 nm; 520 nm; 560 nm) mit den prozentualen Anteilen: Δ (30; 55; 15), $\blacklozenge$ (10; 70; 20), ∇ (0; 75; 25).

stellen Extreme dar, zwischen denen die Empfindlichkeitskurven aller anderen vermessenen Präparate liegen. Bei diesen Messungen (Abb. 34) zeigte sich immer die gleiche Tendenz: Je weiter dorsal die Elektrode placiert wurde, um so stärker erhöhte sich die Empfindlichkeit im Blau- und UV-Bereich.

5.2.1.2.2. Messungen am lateralen Augenbereich während selektiver chromatischer Adaptation

Während selektiver, chromatischer Adaptation ändert sich die spektrale Empfindlichkeit der Retinapräparate deutlich. Abb. 35 zeigt die Ergebnisse eines solchen Experimentes, bei dem die Elektrode im medianen Retinabereich saß. Die Empfindlichkeitskurve des dunkeladaptierten Auges zeigt den typisch zweigipfligen Verlauf mit Maxima bei etwa 520 nm und 360 nm (Abb. 35a). Bei Dauerbelichtung durch gelbe bzw. blaue Kantenfilter (GG 550 bzw. BG 450) wird die Empfindlichkeit für längerwellige Testlichter vollständig unterdrückt. Die Empfindlichkeit für UV und Blau bzw. nur für UV dagegen bleibt erhalten (Abb. 35b). Monochromatische Adaptation mit blauem Licht (Lf. 450 nm) erzeugt ein Empfindlichkeitsspektrum mit einem hohen UV-Maximum und einem kleineren Grüngipfel, der im Vergleich zum Spektrum der dunkeladaptierten Retina um etwa 20 nm in den längerwelligen Bereich verschoben ist (Abb. 35c).

Aus diesen Ergebnissen folgt, daß die Retina mindestens 3 unterschiedliche Rezeptortypen enthält: UV, Blau und Grün. Die Unabhängigkeit des UV-Rezeptortyps von den anderen konnte direkt gezeigt werden. Die Eigenständigkeit eines blauen und grünen rezeptorischen Prinzips wird dadurch deutlich, daß sich Blau- und Grünempfindlichkeit nacheinander und unabhängig voneinander vollständig unterdrücken lassen.

Abb. 35: Mittlere Empfindlichkeitskurven von einem Präparat des lateralen Augenbereichs.

- a) Im dunkeladaptierten Zustand, 3 Wirksamkeitskurven.
- b) Während selektiver chromatischer Adaptation durch
 - ▲: Kantenfilter GG 550, 4 Wirksamkeitskurven;
 - : Kantenfilter BG 450, 2 Wirksamkeitskurven.
- c) Während selektiver chromatischer Adaptation durch Linienfilter 450 nm, 3 Wirksamkeitskurven.

Alle Kurven sind auf das jeweilige Empfindlichkeitsmaximum normiert. Die Unterschiede zwischen den einzelnen Messungen betrugen weniger als 10 % der jeweiligen Maximalempfindlichkeit.

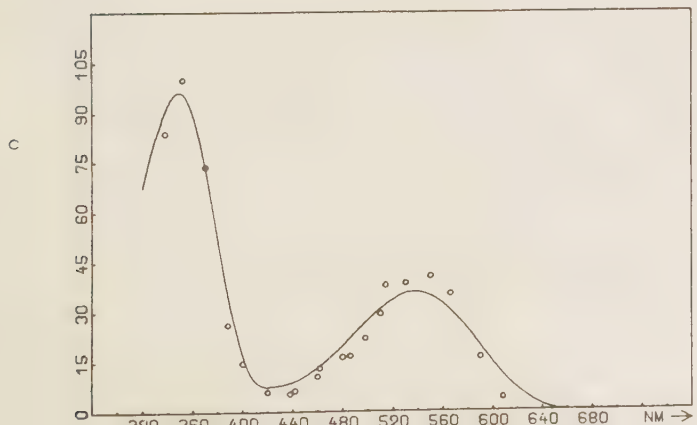
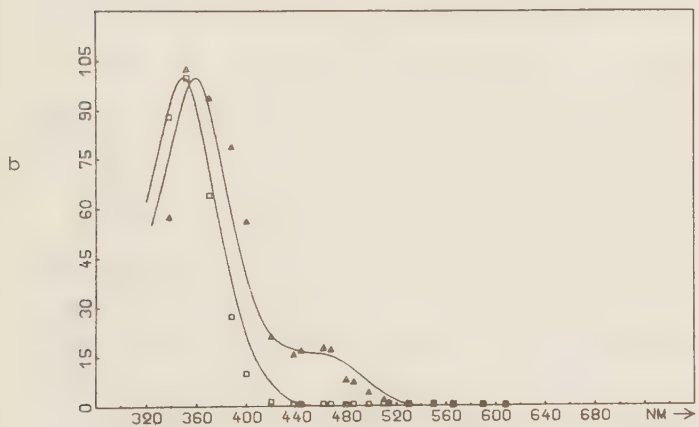
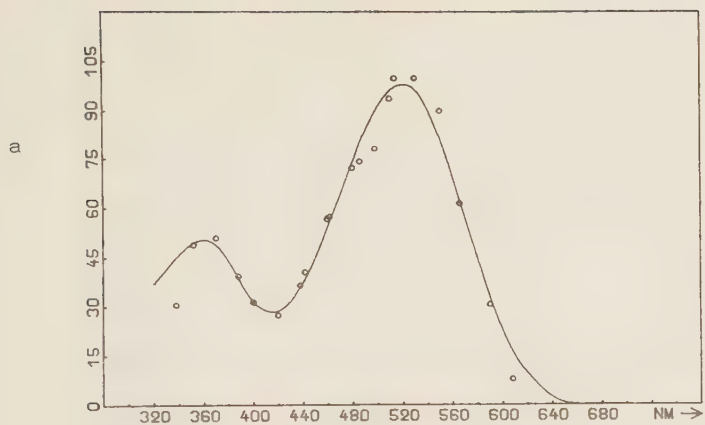
Durchgezogene Linien: Summen von Sehfarbstoffnomogrammen

($\lambda_{\max}$: 350 nm (360 nm in a, b▲); 465 nm; 515 nm; 560 nm)

mit den Anteilen: a) (20; 7; 48; 25)

b) ▲(85; 15; 0; 0), □(100; 0; 0; 0)

c) (69; 0; 12; 19)



Zur Klärung der Ursachen für die Verschiebung des Grün-Empfindlichkeitsmaximums zu höheren Wellenlängen während einer Blauadaptation wurden weitere Experimente mit roten (RG 640) und blau-grünen (Lf. 490 nm) Adaptationen durchgeführt (Abb. 36). Die Empfindlichkeit der Retina während einer adaptiven Rotbelichtung (∇) ist im Vergleich zur dunkeladaptierten Retina ($\bar{X}$) im Bereich der grün-gelben Flanke des Grüngipfels stärker vermindert als im kürzerwelligen Bereich. Die Differenz zwischen beiden Meßkurven ($\blacktriangle$) hat ein Maximum bei 538 nm. Eine nahezu identische Kurve mit einem Maximum bei 552 nm stellt das Empfindlichkeitsspektrum der mit 490 nm adaptierten Retina dar ($\square$). Dieser Versuch macht deutlich, daß sich die spektrale Empfindlichkeit durch Rotbestrahlung um eine gelbe Komponente vermindern läßt, die auf der anderen Seite bei einer Blau-Grün-Adaptation vorwiegend übrigbleibt. Die gelbe Empfindlichkeitskomponente läßt sich ebenfalls in einem anderen Experiment zeigen (Abb. 37). Während einer adaptiven Belichtung mit 490 nm ($\bar{X}$) vermindert sich die Empfindlichkeit für blaue und grüne Testlichter stärker als im übrigen Spektralbereich. Eine zusätzliche Rotbestrahlung reduziert die verbliebene Empfindlichkeit vornehmlich im gelben Teil des Spektrums (∇). Die Differenz zwischen beiden Meßkurven nach den Adaptationen ($\blacktriangle$) gibt das Ausmaß des Empfindlichkeitsverlustes durch die zusätzliche Rotadaptation wieder. Sie hat ein deutliches Maximum bei 552 nm. Das Empfindlichkeitsmaximum der rot und blau-grün adaptierten Retina dagegen liegt bei etwa 530 nm.

Diese Experimente zeigen, daß in der Retina neben den UV- und Blau-rezeptoren zwei weitere unterschiedliche Rezeptortypen mit Empfindlichkeitsmaxima im grünen und gelben Spektralbereich vorhanden sind, die gemeinsam mit dem Blaurezeptor die Empfindlichkeit der Retina im "sichtbaren" Teil des Spektrums bestimmen.

In allen Fällen gelang es recht gut, die gemessenen spektralen Empfindlichkeiten durch Summen von SehfARBstoffnomogrammen

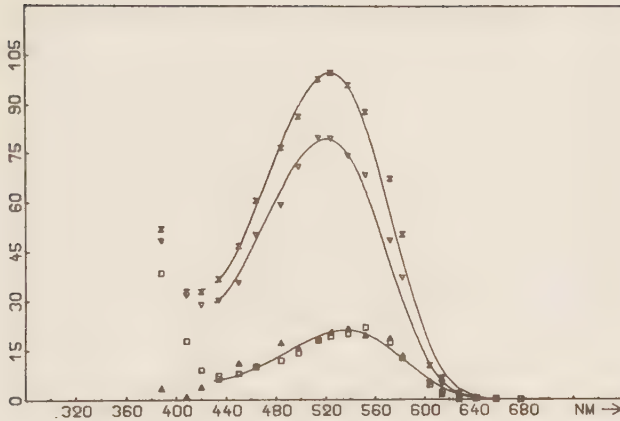


Abb. 36: Mittlere Empfindlichkeitskurven von einem Präparat des lateralen Augenbereichs. Σ : Im dunkeladaptierten Zustand, 2 Wirksamkeitskurven; ∇ : Während selektiver chromatischer Adaptation durch Kantenfilter RG 640, 1 Wirksamkeitskurve; $\square$: Während selektiver chromatischer Adaptation durch Linienfilter 490 nm, 3 Wirksamkeitskurven; $\blacktriangle$: Differenz zwischen den 2 Meßkurven Σ (dunkeladaptiert) und ∇ (RG 640). Die Unterschiede zwischen den einzelnen Messungen bei ein und derselben Versuchsbedingung betrugen weniger als 10 % der jeweiligen Maximalempfindlichkeit. Die Empfindlichkeiten wurden mit Hilfe der Intensitätsabhängigkeitskurven im dunkeladaptierten Zustand berechnet. Durchgezogenen Linien: Summen von Sehfärbstoffnomogrammen ($\lambda_{\max}$: 460 nm; 520 nm; 560 nm) mit den prozentualen Anteilen: Σ (9; 70; 21); ∇ (9; 63; 10); $\square$ $\blacktriangle$ (0; 7; 11).

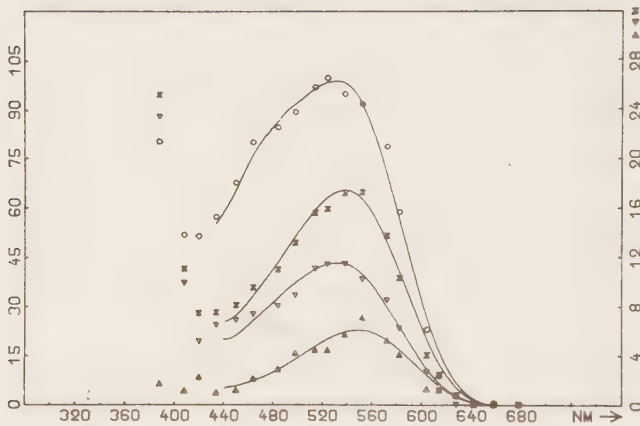


Abb. 37: Mittlere Empfindlichkeitskurven von einem Präparat des dorsalen Augenbereiches. O: Im dunkeladaptierten Zustand, 4 Wirkamkeitskurven; X: Während selektiver chromatischer Adaptation durch Linienfilter 490 nm, 5 Wirkamkeitskurven; ▽: Während selektiver chromatischer Adaptation durch Linienfilter 490 nm und zusätzlich durch Kantenfilter RG 640, 3 Wirkamkeitskurven; ▲: Differenz zwischen den 2 Meßkurven X(Lf. 490 nm) und ▽(Lf. 490 nm und RG 640). Die Unterschiede zwischen den einzelnen Messungen bei ein und derselben Versuchsbedingung betrugen weniger als 15 % der jeweiligen Maximalempfindlichkeit. Die Empfindlichkeiten wurden mit Hilfe der Intensitätsabhängigkeitskurven im dunkeladaptierten Zustand berechnet. Durchgezogene Linien: Summen von Sehfärbstoffnomogrammen ($\lambda_{\max}$: 460 nm; 520 nm; 560 nm) mit den prozentualen Anteilen: O (25; 40; 35); X (1; 4,5; 9); ▽ (1; 3; 4,5); ▲ (0; 1,5; 4,5). Die Werte für die relativen Empfindlichkeiten der Kurven X, ▽, ▲ sind um den Faktor 4 gespreizt aufgetragen (rechte Skala).

mit Maxima bei 350 nm (bzw. 360 nm in Abb.35a Δ), 460 nm, 520 nm und 560 nm in unterschiedlichen Anteilen anzupassen. Die Nomogrammsummen sind in den Abbildungen jeweils als durchgezogene Linien mit eingezeichnet.

5.2.2. Mikrospektrometrie

5.2.2.1. Extinktions-Differenzspektren vom distalen Retinabereich

5.2.2.1.1. Voradaptationen mit 580 nm und 450 nm

Zunächst wurden Extinktions-Differenzspektren an Schnittpräparaten des distalen Retinabereichs (lateralen Augenteil) aufgenommen. Die Belichtung eines mit orange-farbenem Licht (580 nm) voradaptierten Präparates mit 450 nm bewirkt eine Zunahme der Extinktion zwischen 510 nm und 600 nm und eine relativ große Extinktionsabnahme zwischen 400 nm und 510 nm (Kurve I, Abb.38a). Die Differenzkurve hat ein Maximum zwischen 540 nm und 550 nm, einen Nulldurchgang bei etwa 510 nm und ein Minimum bei ungefähr 460 nm. Eine darauf folgende 580 nm Belichtung ergibt ein spiegelsymmetrisches Differenzspektrum (Kurve II, Abb.38a). Die Belichtungsfolgen 580 nm/450 nm können beliebig oft mit dem gleichen Ergebnis wiederholt werden. Aus diesem Grunde ist es möglich, zur weiteren Analyse Differenzkurven zu benutzen, die sich durch Mitteln aus jeweils etwa 10 Meßkurven ergeben. Dadurch wird eine Verbesserung des Signal-Rausch-Verhältnisses erreicht. Die Variation der Adaptationswellenlängen zwischen 430 nm und 520 nm bei konstantem langwelligen Adaptationslicht (580 nm) einerseits und eine Veränderung des langwelligen Adaptationslichtes im Bereich zwischen 550 nm und 620 nm bei festgehaltener 450 nm Adaptationswellenlänge andererseits ergeben Differenz-

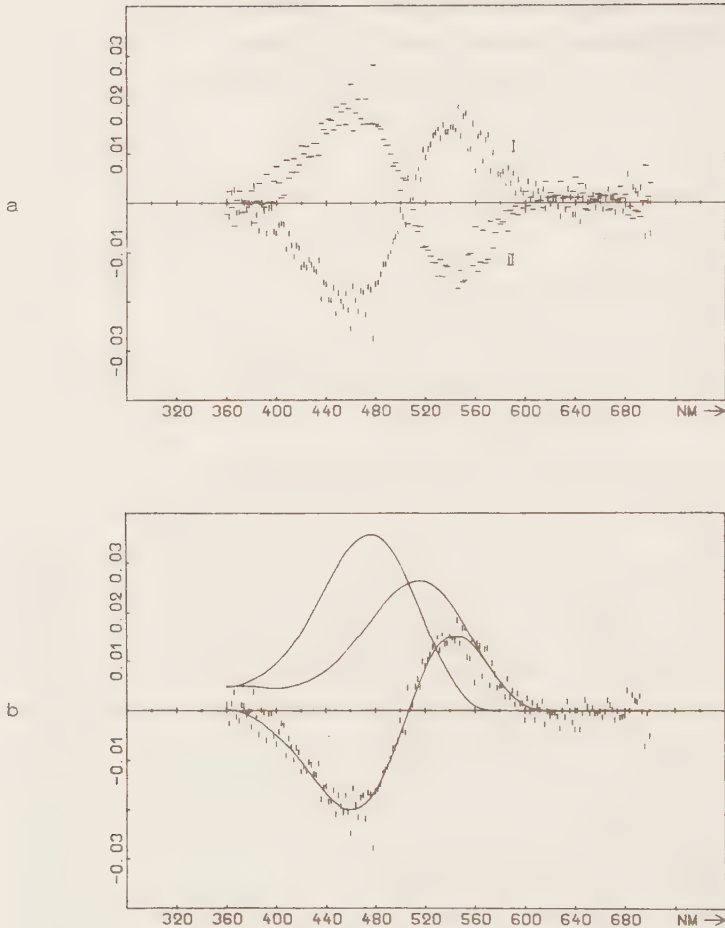


Abb. 38: Extinktions-Differenzspektren vom distalen Retinaabschnitt aufgenommen nach Adaptation mit 580 nm und 450 nm.

- a) Kurve I: Extinktionsänderung aufgrund von Blaubelichtung (450 nm) nach vorangegangener Orangeadaptation (580 nm),
Kurve II; eine darauf folgende Orangebelichtung (580 nm) ergibt ein spiegelsymmetrisches Differenzspektrum. Kurven gemittelt aus je 13 Einzelmessungen an derselben Meßstelle.
- b) Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus $a_{\perp}$ und $a_{\parallel}$ (invertiert).
Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfärbstoff-Nomogrammen mit $\lambda_P = 517 \text{ nm}$ und $\lambda_M = 478 \text{ nm}$, $F_M = 1,35$

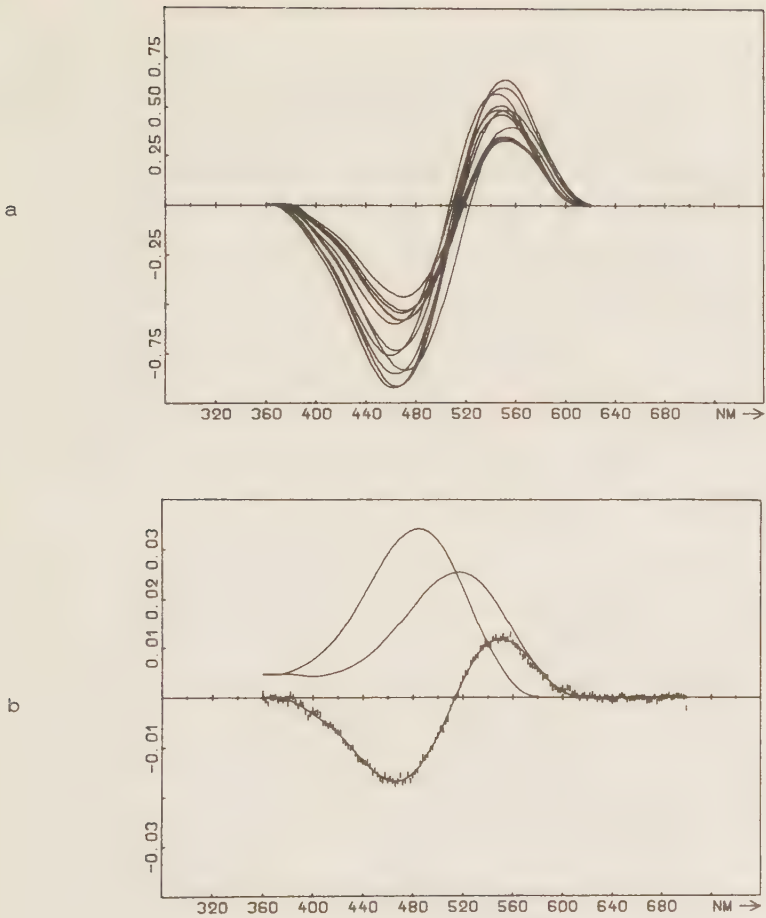


Abb. 39 a: Nomogramm-Differenzkurven als beste Anpassung an Extinktions-Differenzspektren von 12 verschiedenen Präparaten des distalen Retinaabschnitts nach Adaptationen mit 580 nm und 450 nm. Normierung auf die Maxima der Rhodopsin-Nomogramme.

b) Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus den 12 Extinktions-Differenzspektren, deren Nomogrammanpassungen in a) dargestellt sind. Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfärbstoff-Nomogrammen mit $\lambda_P = 518 \text{ nm}$ und $\lambda_M = 486 \text{ nm}$, $F_M = 1.35$.

spektren von identischer Gestalt mit wechselnden Amplituden. Dieser Befund zeigt, daß mit wechselnden langwelligen und kurzwelligen Adaptationen im Bereich zwischen 620 nm und 430 nm nur ein Sehfärbstoff und ein thermostabiles Metarhodopsin auf photochemischem Wege bezüglich ihrer Konzentrationen variiert wird. Das Verhältnis der Änderungen im blauen und grünen Spektralbereich macht deutlich, daß das Rhodopsin längerwellig als das Metarhodopsin absorbiert. Die Anpassung der aus Kurve I und II (Abb. 38a) gemittelten Differenzkurve durch die Differenz zweier Sehfärbstoffnomogramme ermittelt für das Rhodopsin ein Absorptionsmaximum bei $\lambda_P = 517$ nm, für das Metarhodopsin $\lambda_M = 478$ nm und ein Verhältnis der molaren Absorption von $F_M = 1,35$ (Abb. 38b).

Diese Messungen wurden an 11 verschiedenen Präparaten des distalen Retinaabschnitts wiederholt. In allen Fällen ergaben wechselnde 580 nm/450 nm Adaptationen in bezug auf die Kurvenform nahezu identische Differenzspektren. Die Amplituden der Spektren unterscheiden sich bis auf 2 Ausnahmen maximal um einen Faktor 3 x. Die eine Ausnahme stellt ein extrem kleines, die andere ein sehr großes Differenzspektrum dar, das etwa 10 x größer als dieses kleine Spektrum und 2 x - 6 x größer als alle anderen Kurven ist. Abb.39a zeigt die Fitkurven aller 12 Differenzspektren, die sich aus der Anpassung von Nomogrammdifferenzen an die Meßkurven ergeben und die auf das Maximum des jeweiligen Rhodopsin-Nomogramms normiert sind. Die aus allen 12 Meßkurven gemittelte Differenzkurve ist in Abb.39b dargestellt. Die durchgezogene Linie, die das Differenzspektrum sehr gut approximiert, ergibt sich aus der Differenz eines Rhodopsins mit maximaler Absorption $\lambda_P = 518$ nm und eines Metarhodopsins mit $\lambda_M = 486$ nm, die in einem Verhältnis von $F_M = 1,35$ zueinanderstehen.

5.2.2.1.2. Nach Voradaptationen mit 510 nm und 350 nm

An 8 der 12 Meßstellen wurde versucht, Differenzspektren mit wechsell-

den 510 nm und 350 nm Adaptationen aufzunehmen. In 4 Fällen zeigten sich Extinktionsänderungen im blauen Spektralbereich, doch nur 2 Meßstellen lieferten Spektren, die aufgrund einer relativ geringen Streuung der Meßpunkte auch Extinktionsänderungen im UV-Bereich erkennen ließen. Das Ergebnis einer solchen Messung ist in Abb.40 dargestellt. Sie wurde an der gleichen Stelle vorgenommen, von der auch das Grün-Differenzspektrum in Abb. 38 stammt. Die mit 510 nm voradaptierte Retina zeigt bei Belichtung mit 350 nm eine Extinktionszunahme im blauen Spektralbereich und eine geringe Abnahme im UV (Kurve I, Abb.40a). Eine darauf folgende 510 nm Adaptation ergibt ein identisches, invertiertes Differenzspektrum (Kurve II, Abb.40a). Die zwei Kurven sind aus je 10 nacheinander durchgeführten Messungen gemittelt, die alle die gleichen Ergebnisse lieferten. Das aus beiden Kurven gemittelte Differenzspektrum, zusammen mit dem Ergebnis einer Nomogrammanalyse, ist in Abb.40b dargestellt. Das Spektrum wird am besten durch die Differenz zweier Seharbstoff-Nomogramme mit maximaler Absorption bei 466 nm und 345 nm angepaßt, die in einem Verhältnis von $F_M = 2,1$ zueinanderstehen. Aufgrund der elektrophysiologischen Ergebnisse, die die Existenz eines unabhängigen UV-Rezeptors nachweisen, und wegen der großen Ähnlichkeit des Differenzspektrums mit den Resultaten von Messungen am UV-Seharbstoffsystem von *Ascalaphus* (Gogala et al., 1970; Hamdorf et al., 1971; Schwemer et al., 1971) und von *Deilephila* (Hamdorf et al., 1972; Schwemer und Paulsen, 1973) kann geschlossen werden, daß der Farbstoff mit dem Absorptionsmaximum im UV ein Rhodopsin ist, das im photochemischen Gleichgewicht mit dem zugehörigen, blau absorbierenden Metarhodopsin steht. Abb.41a zeigt die normierten, angepaßten Nomogramm-Differenzen der 2 Differenzspektren, die an verschiedenen Präparaten gemessen wurden. Beide Meßkurven stimmen hinsichtlich der Form und der Größe der Extinktionsänderungen sehr gut überein. Das aus den 2 Meßkurven durch Mitteln gewonnene Differenzspektrum wird am besten durch die Differenz eines Rhodopsins mit $\lambda_p = 346$ nm und eines

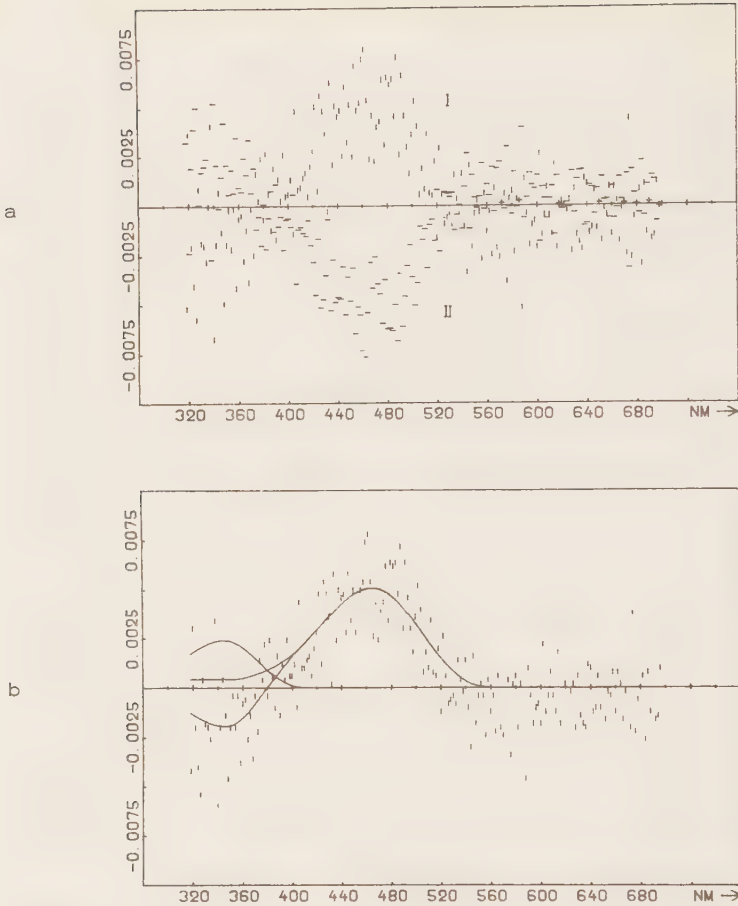


Abb. 40: Extinktions-Differenzspektren vom distalen Retinaabschnitt (die-
selbe Meßstelle wie bei Abb. 38) nach Adaptationen mit 510 nm und
350 nm.

- a) Kurve I: Extinktionsänderung aufgrund von UV-Belichtung (350 nm)
nach vorangegangener Adaptation mit 510 nm,
Kurve II: eine darauf folgende Belichtung mit 510 nm ergibt ein spiegel-
symmetrisches Differenzspektrum. Kurven gemittelt aus je 10 Einzel-
messungen.
- b) Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus a_I und a_{II} (invertiert).
Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfarbstoff-Nomo-
grammen mit $\lambda_P = 345$ nm und $\lambda_M = 466$ nm, $F_M = 2,1$.

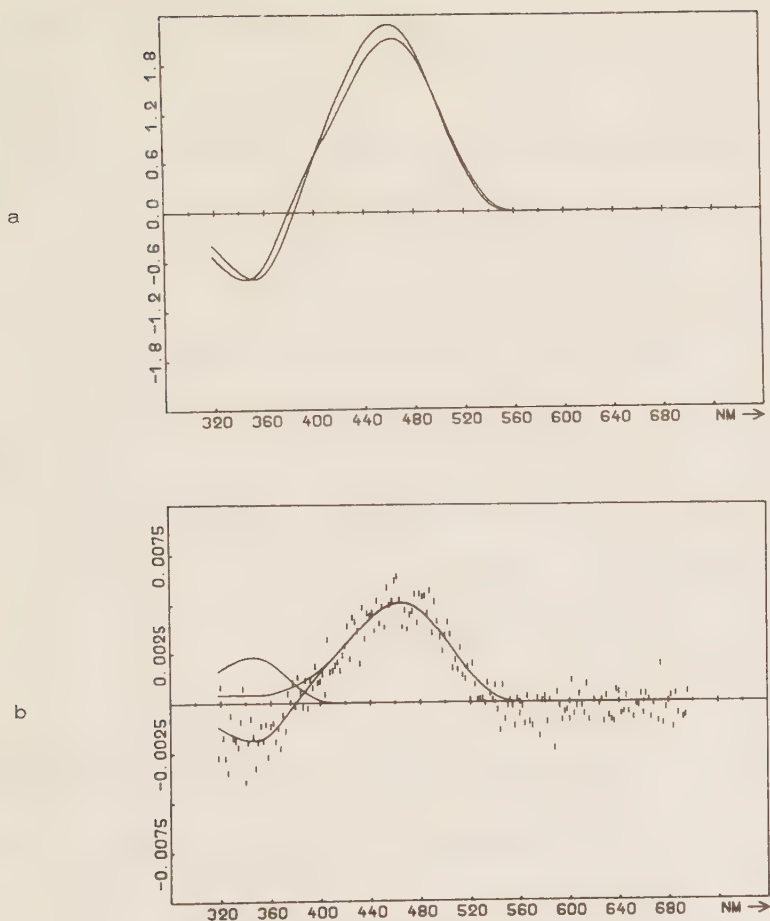


Abb. 41 a: Nomogramm-Differenzkurven als beste Anpassung an Extinktions-Differenzspektren von 2 verschiedenen Präparaten des distalen Retinaabschnitts nach Adaptation mit 510 nm und 350 nm. Normierung auf die Maxima der Rhodopsin-Nomogramme.

b) Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus den 2 Extinktions-Differenzspektren, deren Nomogrammanpassungen in a) dargestellt sind. Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfarbstoff-Nomogrammen mit $\lambda_P = 346 \text{ nm}$ und $\lambda_M = 466 \text{ nm}$, $F_M = 2,2$.

Metarhodopsin mit $\lambda_M = 466 \text{ nm}$ angepaßt, deren molares Absorptionsverhältnis $F_M = 2,2$ beträgt (Abb. 41b).

Die Differenzspektren in Abb.40b und Abb.41b zeigen im grün-gelben Bereich einen geringfügigen Abfall unter die Nulllinie, was auf eine minimale Beteiligung des Grünsehfarbstoffsystems am Zustandekommen dieser Differenzkurven hindeutet. Wie bereits gezeigt wurde, ist der Grünsehfarbstoff in Präparaten des distalen Retinaabschnitts in einer vergleichsweise hohen Konzentration vorhanden. Durch das Belichtungsprogramm $510 \text{ nm}/350 \text{ nm} - 510 \text{ nm}$ liegt sehr nahe dem isosbestischen Punkt des Grünsehfarbstoffsystems - konnte das Grünsehfarbstoffsystem hinsichtlich der Konzentrations-Verschiebungen zwischen Rhodopsin und Metarhodopsin nahezu ruhiggestellt werden. Die trotzdem auftretende, geringfügige Überlagerung eines Grün-Differenzspektrums über das UV-Spektrum bewirkt die Erhöhung des Metarhodopsingipfels im Vergleich zur Differenzkurve eines reinen UV-Sehfarbstoffsystems. Dieser Effekt muß bei der Beurteilung des molaren Absorptionsverhältnisses berücksichtigt werden.

5.2.2.2. Extinktions-Differenzspektren vom proximalen Retinabereich

5.2.2.2.1. Nach Voradaptationen mit 610 nm und 520 nm bzw. 550 nm und 450 nm

5.2.2.2.1.1. Von ungekühlten Präparaten

Messungen an Präparaten des proximalen Retinaabschnitts bei Raumtemperatur ergeben Resultate, die von allen anderen bisher erzielten Ergebnissen abweichen. Die Bestrahlung eines mit 610 nm voradaptierten Retinapräparates mit Licht der Wellenlänge 520 nm führt zu einer Extinktionszunahme im Bereich zwischen etwa 540 nm und 640 nm, zu einer stärkeren Extinktionsabnahme zwischen etwa 420 nm und 540 nm und einer geringfügigen Zunahme der Extinktion im nahen UV- und Violett-

Bereich (Kurve I , Abb. 42a). Eine nachfolgende 610 nm Belichtung erzeugt ein invertiertes Differenzspektrum (Kurve II , Abb.42a), das zur ersten Kurve nicht symmetrisch ist. Die Änderung der Extinktion im blauen bis blau-grünen Spektralbereich ist auffallend geringer, und im UV- und Violett-Bereich deutet sich überhaupt keine Extinktionsänderung an. Etwas oberhalb von 560 nm dagegen sind die Kurven nahezu deckungsgleich. Dieses Verhalten wird bei der Betrachtung der Summenkurve aus beiden Differenzspektren besonders deutlich (Abb.42b , negativ aufgetragen), die die Amplitudenunterschiede zwischen den Meßkurven wiedergibt. Nachfolgende, alternierende 610 nm und 520 nm Belichtungsserien führen zu Differenzkurven mit immer geringer werdenden Amplituden, die sich aber in Bezug auf die Kurvenform genau wie die ersten beiden Differenzspektren verhalten. Während die 2 Differenzspektren in Abb.42a die jeweils 6 ersten Meßkurven als Mittelwertkurven darstellen, zeigt Abb.43a die gemittelten Ergebnisse der nächsten 2 mal 6 Messungen. Die Amplituden der später gemessenen Differenzkurven in Abb.43a sind im Vergleich zu den entsprechenden Kurven in Abb.42a ungefähr auf die Hälfte reduziert. Ebenso ist die Summenkurve (Abb.43b , negativ aufgetragen) der beiden kleineren Spektren aus Abb.43a nur etwa halb so groß wie das Unterschiedsspektrum (Abb.42b) der ersten 12 Messungen, die sich aber in Bezug auf die Form vollkommen gleichen. Am Ende dieser Meßserie wurde eine sättigende 370 nm Belichtung durchgeführt und im Anschluß daran nochmals ein Differenzspektrum zwischen 610 nm und 520 nm Adaptationen aufgenommen. Dieses Spektrum zeigt ebenso geringe Extinktionsänderungen wie die letzte der 24 Meßkurven aus der Serie.

Die geschilderten Ergebnisse lassen vermuten, daß in diesem Falle ein Seharbstoffsystem mit "thermischem Auslaß" gemessen wurde. Langwellige Bestrahlung schafft zu nahezu 100 % ein Photoprodukt mit maximaler Absorption im blau-grünen Bereich. Eine nachfolgende 520 nm Belichtung verschiebt einerseits das photochemische Gleichgewicht wieder zugunsten des Ausgangsfarbstoffs, der maximal im grün-gelben Spektralbereich ab-

Abb. 42: Extinktions-Differenzspektren vom proximalen Retinaabschnitt aufgenommen bei Raumtemperatur nach Adaptationen mit 610 nm und 520 nm.

- a) Kurve I: Extinktionsänderung aufgrund von Grünbelichtung (520 nm) nach vorangegangener Rotadaptation (610 nm);
Kurve II: eine darauf folgende Rotbelichtung (610 nm) ergibt ein unsymmetrisches Differenzspektrum. Kurven gemittelt aus jeweils den 6 ersten Einzelmessungen.
- b) Striche: Summen der Einzelwerte der beiden Differenzspekten a_I und a_{II} (negativ aufgetragen) geben die Unterschiede im Verlauf der beiden unsymmetrischen Differenzspektren wieder. Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfarbstoffnomogrammen mit $\lambda_R = 381 \text{ nm}$ und $\lambda_M = 496 \text{ nm}$ und einem Amplitudenverhältnis von $F = 1,9$.

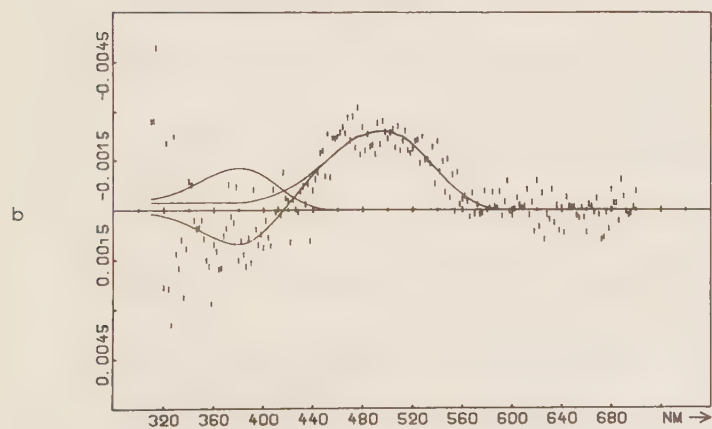
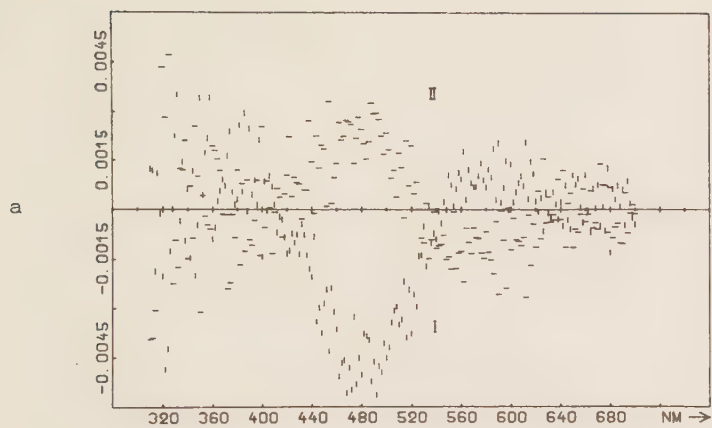
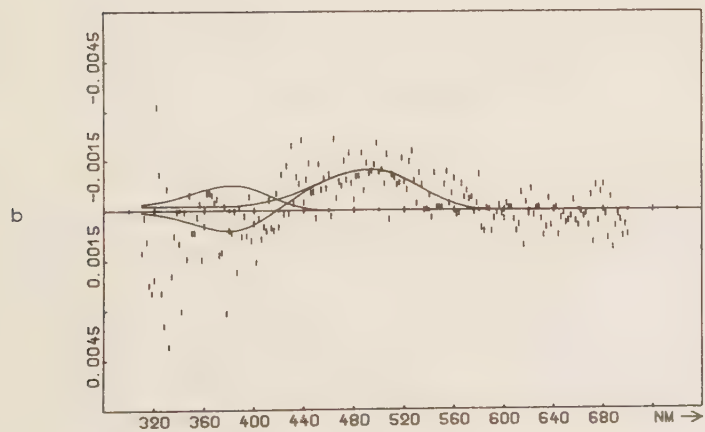
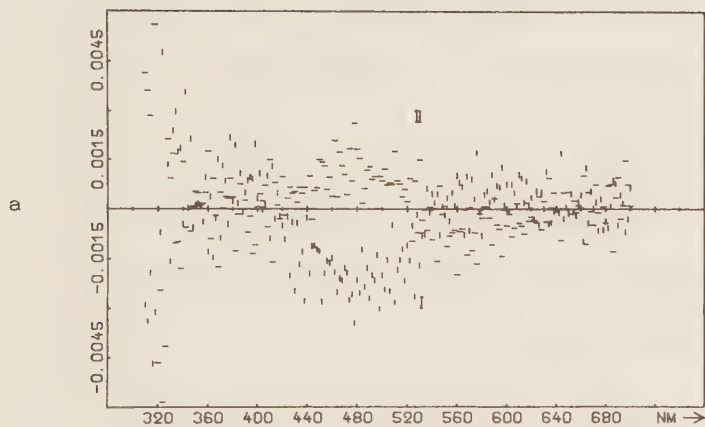


Abb. 43: Extinktions-Differenzspektren vom proximalen Retinaabschnitt (dieselbe Meßstelle wie bei Abb. 42) aufgenommen bei Raumtemperatur nach Adaptationen mit 610 nm und 520 nm unmittelbar im Anschluß an die 12 Messungen, deren Ergebnisse in Abb. 42 dargestellt sind.

a) Kurve I: Extinktionsänderung aufgrund von Grünbelichtung (520 nm) nach vorangegangener Rotadaptation (610 nm);

Kurve II: eine darauf folgende Rotbelichtung (610 nm) ergibt ein unsymmetrisches Differenzspektrum. Kurven gemittelt aus jeweils 6 Einzelmessungen.

b) Striche: Summen der Einzelwerte der beiden Differenzspektren a_I und a_{II} (negativ aufgetragen) geben die Unterschiede im Verlauf der beiden unsymmetrischen Differenzspektren wieder. Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfärbstoffnomogrammen mit $\lambda_R = 381 \text{ nm}$ und $\lambda_M = 493 \text{ nm}$ und einem Amplitudenverhältnis von $F = 1,6$.



sorbiert, andererseits entsteht ein weiteres Folgeprodukt mit maximaler Absorption im nahen UV. Die Unterschiede im Absorptionsverhalten dieser drei Komponenten drückt das erste Differenzspektrum (Kurve I Abb. 42b) aus. Eine zweite 610 nm Belichtung verschiebt das photochemische Gleichgewicht zwischen grün-gelbem Ausgangsfarbstoff und blau-grünem Folgefarbstoff wieder vollständig auf die Seite des Folgefarbstoffs, doch ist die absolute Menge an entstehendem Folgefarbstoff im Vergleich zur ersten 610 nm Belichtung um den Anteil verringert, der bei der 520 nm Belichtung in das UV-Folgeprodukt übergegangen ist. Aus diesem Grund zeigt die zweite Differenzkurve (Kurve II, Abb. 42a) im Vergleich zur ersten eine geringe Extinktionsänderung im blauen bis blau-grünen Spektralbereich.

Aus den elektrophysiologischen Ergebnissen kann gefolgert werden, daß der grün-gelb absorbierende Farbstoff ein Rhodopsin ist. Dann ist das blau-grün absorbierende Photoprodukt das zugehörige Metarhodopsin und das Folgeprodukt mit maximaler Absorption im nahen UV all-trans Retinal. Denn erstens gelingt es einer zum Schluß der Versuchsserie durchgeführten UV-Adaptation nicht, das Rhodopsin-Metarhodopsinsystem wieder aufzufüllen, und zweitens liegt das Absorptionsmaximum des freien all-trans Retinal im nahen UV-Bereich bei 380 nm.

Aus den Differenzkurven in Abb. 42a wird weiter deutlich, daß der Zerfall von Sehfarbstoff zu Retinal und Opsin weitgehend nur während der 520 nm Belichtung und nicht während der 610 nm Adaptation stattfindet (die Zeit von 4 sec, die für die Messung benötigt wurde, spielt im Vergleich zur 2-minütigen Adaptationszeit keine Rolle). Im anderen Falle wäre bei dem 520 nm/610 nm Differenzspektrum (Kurve II, Abb. 42a) eine Extinktionsänderung im UV-Bereich und eine Amplitudenverminderung des langwelligeren Rhodopsingipfels im Vergleich zum vorher bestimmten 610 nm/520 nm Differenzspektrum (Kurve I, Abb. 42a) zu erwarten. Daraus ergibt sich die Vermutung, daß eine Energiezuführung in Form von Licht-

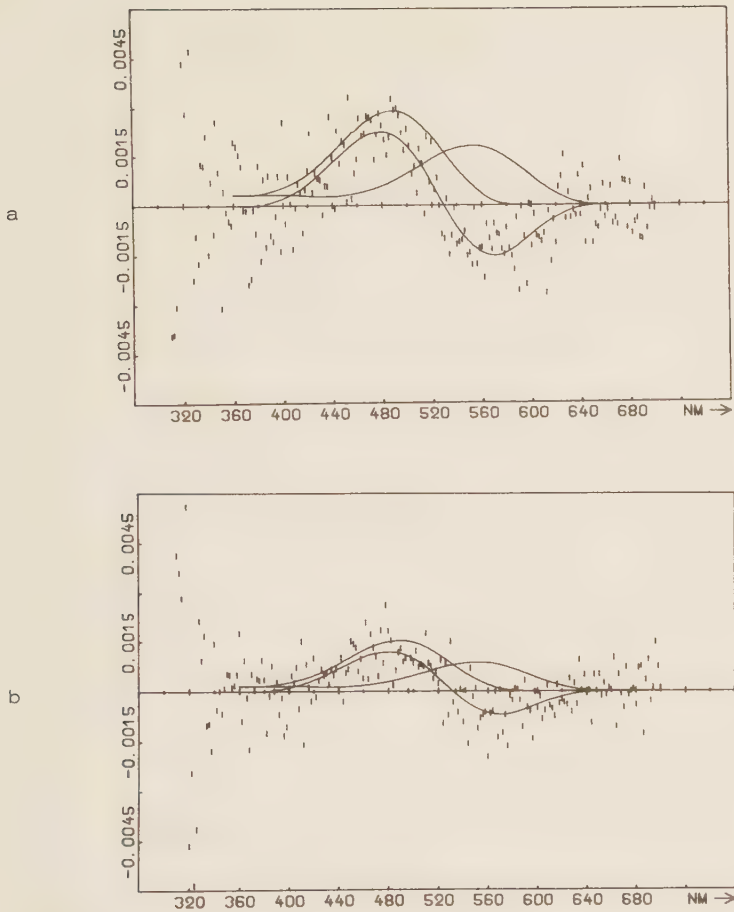


Abb. 44: Extinktions-Differenzspektren vom proximalen Retinaabschnitt aufgenommen bei Raumtemperatur nach Rotbelichtung (610 nm) nach vorangegangener Grünadaptation (520 nm).

- a) Striche: Meßkurve 42 a_{II}; durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfärbstoffnomogrammen mit $\lambda_P = 555 \text{ nm}$ und $\lambda_M = 490 \text{ nm}$, $F_M = 1,6$.
- b) Striche: Meßkurve 43 a_{II}; durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfärbstoffnomogrammen mit $\lambda_P = 552 \text{ nm}$ und $\lambda_M = 490 \text{ nm}$, $F_M = 1,75$.

quanten, welche vom Metarhodopsin absorbiert werden, die Abspaltung der chromophoren Gruppe vom Eiweißrest beschleunigt.

Es kann also angenommen werden, daß in diesem Falle ein Sehfärbstoffsystem mit geringem thermischem Auslaß vorliegt und daß der Zerfall in Beziehung zur Lichtabsorption durch das Metarhodopsin steht. Damit sind die Bedingungen erfüllt, unter denen eine Analyse dieses Sehfärbstoffsystems durch die Auswertung der Differenzspektren gemäß den Gleichungen (23a, b) und (24) in Methode 4.2.4.1. möglich ist. Die 520 nm/610 nm Differenzspektren (Kurven II in Abb. 42a und Abb. 43a) werden nach Gleichung (23b) nur durch die Absorptionswahrscheinlichkeiten des Rhodopsin und Metarhodopsin bestimmt. Die Anpassung von Nomogrammdifferenzen an die Meßkurven ermittelt für die maximale Absorption des Rhodopsins $\lambda_P = 555$ nm bzw. $\lambda_P = 552$ nm, des Metarhodopsins $\lambda_M = 490$ nm bei beiden Kurven und für das Verhältnis der molaren Absorption $F_M = 1,6$ bzw. $F_M = 1,75$ (Abb. 44a, b). Die Summenkurven in Abb. 42b und Abb. 43b stellen nach Gleichung (24) Extinktions-Differenzspektren des Metarhodopsins und all-trans Retinal dar. Die Kurven werden am besten durch die Differenz eines 381 nm - und eines 496 nm - bzw. 493 nm Sehfärbstoffnomogramms angepaßt, die in einem Verhältnis von $F_M = 1,9$ bzw. $F_M = 1,6$ zueinanderstehen. Aufgrund des Größenunterschiedes der Differenzspektren der ersten und der zweiten Versuchshälfte (Abb. 42 und Abb. 43) einerseits und wegen der Amplitudenverhältnisse der Metarhodopsinanteile in den Rhodopsin/Metarhodopsin-Differenzspektren (Abb. 44a, b) und den Retinal/Metarhodopsin-Differenzspektren (Abb. 42 b, und Abb. 43b) kann geschlossen werden, daß der Anteil F_2 der Sehfärbstoffmoleküle im Rhodopsin- oder Metarhodopsinzustand, der bei einer 520 nm Belichtung nicht zu Retinal und Opsin hydrolysiert wird, zwischen 0,7 und 0,9 beträgt ($0,7 = F_2 = 0,9$).

5.2.2.2.1.2. Von gekühlten Präparaten

In weiteren Experimenten gelang es, den Zerfall dieses Sehfärbstoffs während der Messungen durch eine sehr einfache Kühlung der Retinapräparate zu verhindern. Kleine Stückchen Trockeneis wurden auf die Enden des metallenen Objekthalters gelegt. Das Ausmaß der dadurch herbeigeführten Temperaturniedrigung im Meßbereich läßt sich nur schwer abschätzen. Doch lag die Temperatur über 0°C , denn das wässrige Einbettmedium gefror nicht. Unter diesen Bedingungen liefern Präparate des proximalen Retinabereiches bei wechselnden 610 nm und 520 nm Adaptationen spiegelsymmetrische Differenzspektren mit konstanten Amplituden (Abb. 45a). Die Kurven zeigen Maxima bzw. Minima bei etwa 570 nm und 480 nm, der isosbestische Punkt liegt bei etwa 525 nm. Die Nomonogrammanalyse ermittelt für das Absorptionsmaximum des Rhodopsins $\lambda_P = 564 \text{ nm}$, des Metarhodopsins $\lambda_M = 484 \text{ nm}$ und ein Verhältnis der molaren Absorptionen von $F_M = 1,4$ (Abb. 45b). Andere Adaptationslichter erzeugen hiervon sowohl in bezug auf Form als auch auf Größe abweichende Differenzkurven. So sind die etwas größeren Differenzspektren nach wechselweise durchgeführten 550 nm/450 nm Adaptationen im Vergleich zu den 610 nm/520 nm Kurven um 15 - 20 nm in den kürzerwelligen Bereich verschoben (Abb. 46a). Maximale Extinktionsänderungen erfolgen bei etwa 550 nm und 460 nm und der isosbestische Punkt liegt ungefähr bei 510 nm. Damit ähneln diese Kurven dem Differenzspektrum des Grün-Sehfärbstoffsystems (Abb. 39b), das die gemittelte 550 nm/450 nm Kurve von Abb. 40a sehr gut anpaßt (Abb. 40b).

Dieses Ergebnis zeigt, daß im proximalen Retinaabschnitt mindestens zwei verschiedene Sehfärbstoffsysteme vorhanden sind, die je nach den Adaptationsbedingungen unterschiedlich große Anteile zu den meßbaren Differenzspektren beisteuern. Eines dieser Sehfärbstoffsysteme besteht, wie bereits erwähnt wurde, aus einem Rhodopsin mit maximaler Absorption im grün-gelben Spektralbereich und dem dazugehörigen Metarhodopsin, das maximal im blau-grünen Bereich absorbiert. Aufgrund des

Abb. 45: Extinktions-Differenzspektren vom proximalen Retinaabschnitt, gemessen am gekühlten Präparat nach Adaptationen mit 610 nm und 520 nm.

- a) Kurve I: Extinktionsänderung aufgrund von Grünbelichtung (520 nm) nach vorangegangener Rotadaptation (610 nm);
Kurve II: eine darauf folgende Rotbelichtung (610 nm) ergibt ein spiegelsymmetrisches Differenzspektrum. Kurven gemittelt aus je 10 Einzelmessungen von derselben Meßstelle.
- b) Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus a_I und a_{II} (invertiert). Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfärbstoffnomogrammen mit $\lambda_P = 564 \text{ nm}$ und $\lambda_M = 484 \text{ nm}$, $F_M = 1,4$.

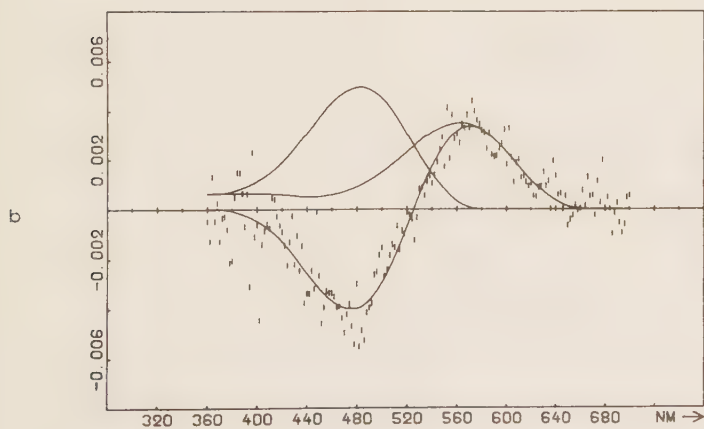
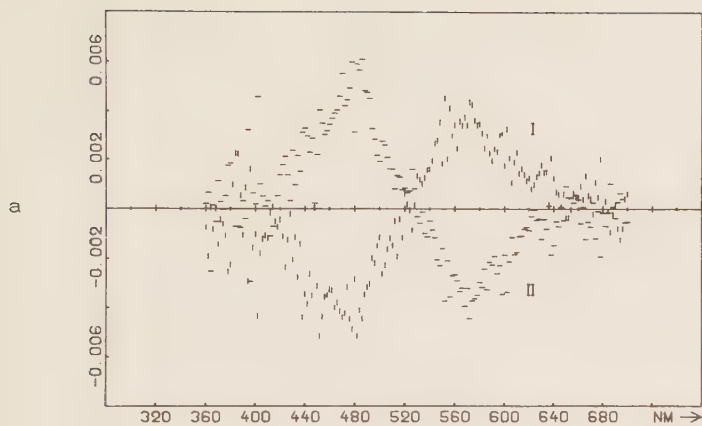
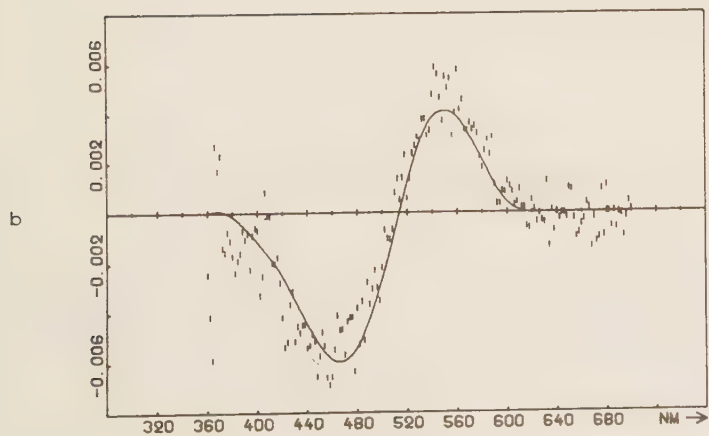
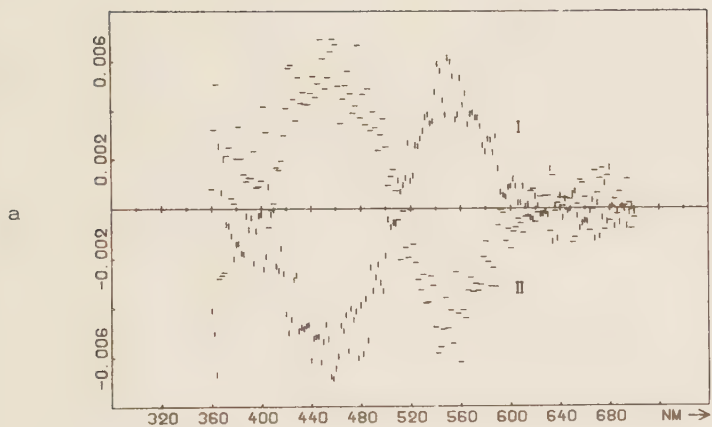


Abb. 46: Extinktions-Differenzspektren vom proximalen Retinaabschnitt (dieselbe Stelle wie bei Abb. 45), gemessen am gekühlten Präparat nach Adaptation mit 550 nm und 450 nm.

- a) Kurve I: Extinktionsänderung aufgrund von Blaubelichtung (450 nm) nach vorangegangener Grünadaptation (550 nm);
Kurve II: eine darauf folgende Grünbelichtung (550 nm) ergibt ein spiegelsymmetrisches Differenzspektrum. Kurven gemittelt aus je 5 Einzelmessungen von derselben Meßstelle.
- b) Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus a_I und a_{II} (invertiert). Durchgezogene Differenzkurve: Nomogramm-Anpassung an das Grünsehfärbstoff-Differenzspektrum vom distalen Retinaabschnitt in Abb. 39 b.



550 nm/450 nm Differenzspektrums (Abb. 46) kann vermutet werden, daß in diesem Retinaabschnitt außerdem das GrünsehfARBSTOFFSYSTEM vorhanden ist, das auch im distalen Retinaabschnitt gefunden wurde.

Es stellt sich nun die Frage, wie gut die 610 nm/520 nm Differenzspektren das GelbsehfARBSTOFFSYSTEM charakterisieren oder in welchem Umfang diese Differenzspektren durch Grün-Differenzkurven überlagert sind. Abschätzungen dazu lassen sich mit den Formeln (13a, b; 16a) - Methode 4.2.4.1- durchführen. Legt man für das GrünsehfARBSTOFFSYSTEM die charakteristischen Werte $\lambda_P = 518 \text{ nm}$, $\lambda_M = 486 \text{ nm}$ und $F_M = 1,35$ zugrunde, die sich aus der Mittelwertkurve aller Messungen an Präparaten des distalen Retinaabschnitts (Abb. 39b) ergeben, und benutzt man für das RotsehfARBSTOFFSYSTEM die Werte $\lambda_R = 560 \text{ nm}$, $\lambda_M = 490 \text{ nm}$ und $F_M = 1,6$, so errechnet sich für die Bildung von "grünem" Metarhodopsin durch eine 610 nm Bestrahlung eine 70 x höhere Halbwertszeit als für die Bildung von "gelbem" Metarhodopsin, ebenfalls durch Belichtung mit 610 nm. Die adaptiven Belichtungen erfolgten jeweils für 2 min. Unter der Annahme, daß eine vorhergehende 520 nm Adaptation bei beiden SehfARBSTOFFSYSTEMEN zu 99 % sättigend wirkte, weiterhin, daß durch eine 2-minütige 610 nm Belichtung die photochemische Umwandlung von Rhodopsin zu Metarhodopsin innerhalb des GelbsehfARBSTOFFSYSTEMS zu 99 % abgeschlossen ist, würden sich bei der gleichen 610 nm Belichtung nur knapp 3 % des GrünsehfARBSTOFFS zu Metarhodopsin umgewandelt haben. Aus den Amplituden der 610 nm/520 nm Differenzkurve (Abb. 45) und der 550 nm/450 nm Kurve (Abb. 46) kann geschlossen werden, daß beide SehfARBSTOFFSYSTEME in ähnlich großen Konzentrationen vorliegen. Daraus ergibt sich, daß der Einfluß des GrünsehfARBSTOFFSYSTEMS auf die 610 nm/520 nm Differenzkurven vernachlässigt werden kann.

Die gleichen Versuche wurden an 6 verschiedenen Präparaten des proximalen Retinaabschnitts durchgeführt. Alle sechs 610 nm/520 nm Differenzspektren sind in Abb. 47a als normierte Fitkurven dargestellt. Die Unter-

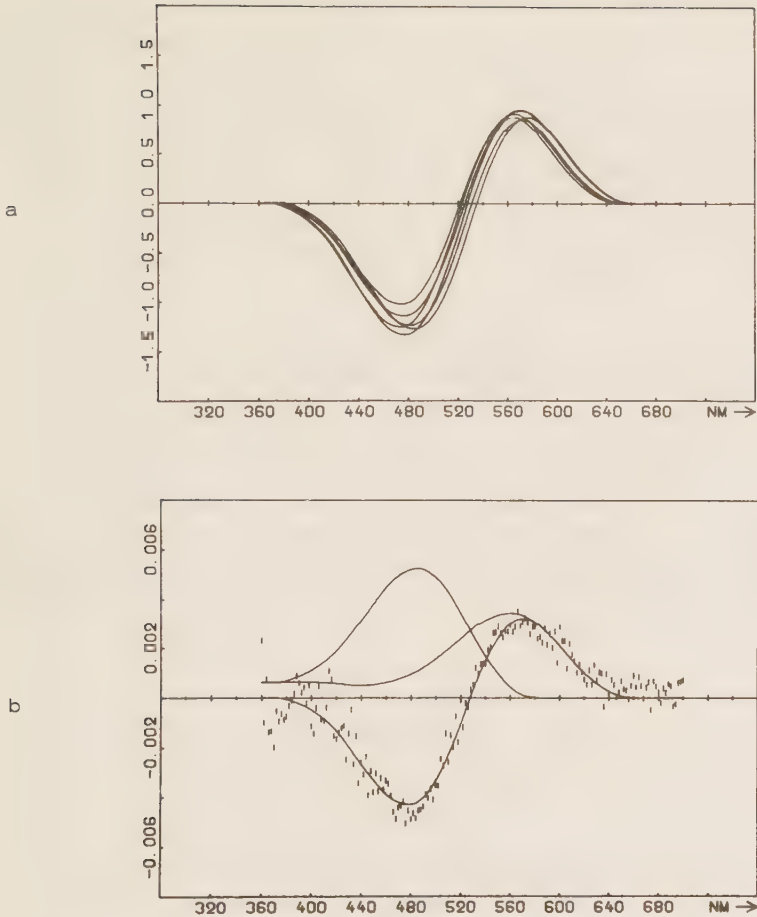


Abb. 47 a: Nomogramm-Differenzkurven als beste Anpassung an Extinktions-Differenzspektren von 6 verschiedenen Präparaten des proximalen Retinaabschnitts, gemessen an gekühlten Präparaten nach Adaptationen mit 610 nm und 520 nm. Normierung auf die Maxima der Rhodopsin-Nomogramme.

b) Striche: Einzelwerte des Spektrums gemittelt aus den 6 Extinktions-Differenzspektren, deren Nomogramm-Anpassungen in a) dargestellt sind. Durchgezogene Differenzkurve: Differenz aus den 2 Sehfärbstoff-nomogrammen mit $\lambda_P = 561 \text{ nm}$ und $\lambda_M = 486 \text{ nm}$, $F_M = 1,55$.

schiede hinsichtlich Form und absoluter Größe der Differenzkurven sind gering. Abb.47b zeigt das aus allen 6 Meßkurven gemittelte Differenzspektrum und das Ergebnis der Nomogrammanalyse. Die Mittelwertkurve wird am besten durch die Differenz eines Rhodopsins mit $\lambda_P = 561 \text{ nm}$ und eines Metarhodopsins mit $\lambda_M = 486 \text{ nm}$ angepaßt, die in einem Verhältnis von $F_M = 1,55$ zueinander stehen.

5.2.2.2.2. Nach Voradaptationen mit 500 nm und 350 nm

An Präparaten des proximalen Retinaabschnitts konnten durch wechselnde Adaptationen mit ultravioletten (350 nm) - und blau-grünen Lichtern (500 nm) niemals Differenzspektren des UV-Sehfarbstoffsystems gemessen werden. Sie zeigen vielmehr alle Merkmale einer typischen Grün-Differenzkurve (Abb. 39b) mit geringen Amplituden.

6. Diskussion

Nach den vorliegenden Ergebnissen kann man als sicher annehmen, daß *Gerris lacustris* ein Sehsystem mit drei Sehfärbstoffen unterschiedlicher spektraler Absorption besitzt. Mikrospektrometrisch wurden drei Pigmente mit Absorptionsmaxima im UV (um 350 nm), Blau (bei etwa 460 nm) und Grün (zwischen 540 nm und 550 nm) nachgewiesen, deren Bedeutung als Rezeptorpigmente durch elektrophysiologische Messungen der relativen spektralen Empfindlichkeit des Auges während selektiver chromatischer Adaptationen gezeigt werden konnte. Diese elektrophysiologischen Befunde lassen darüberhinaus den Schluß zu, daß die drei dargestellten rezeptorischen Prinzipien weitgehend unabhängig voneinander sind. Dafür spricht weiterhin, daß zwei der drei Sehfärbstoffe mit Hilfe mikrophotometrischer Messungen an einzelnen Rhabdomeren teilweise eindeutig den rezeptorischen Strukturen jeweils verschiedener Sehzellen zugeordnet werden konnten (siehe S. 136).

Bei intrazellulären Ableitungen an den Augen von *Apis mellifica* (Autrum and v. Zwehl, 1964; Menzel and Blakers, 1976) wurden Sehzellen mit maximaler Empfindlichkeit im gleichen Spektralbereich gefunden. Ein ähnliches Rezeptorsystem besitzt die Sphingide *Deilephila elpenor* (Übersicht: Hamdorf, 1979), deren drei Sehfärbstoffe sowohl im Extrakt als auch mikrospektrometrisch *in situ* identifiziert wurden.

Für *Deilephila livornica*, einer nah verwandten Art, konnte ein Farbumscheidungsvermögen (Knoll, 1924) ebenso gezeigt werden wie für die Honigbiene (v. Frisch, 1914; Kühn, 1927; Daumer, 1956). Besonders interessant erscheint der Vergleich mit einer anderen **Heteroptere**, der Wasserwanze *Notonecta glauca*, für deren dorso-posterioren Augenbereich Farbtüchtigkeit mit Hilfe von optomotorischen Experimenten gezeigt wurde (Rohkohl, 1942; Resch, 1954). Bruckmoser (1968) fand bei intrazellulären Ableitungen im dorso-posterioren Augenteil von *Notonecta glauca*

mindestens drei Rezeptortypen mit maximaler Empfindlichkeit im UV (350 nm), Violett (420 nm) und Gelb bis Grün (zwischen 505 nm und 567 nm). Eine Zelle mit Maximum bei 464 nm konnte diesen drei Typen nicht zugeordnet werden. Als Ursachen für die Variabilität der Empfindlichkeitsmaxima der Grünrezeptoren nimmt Bruckmoser an, daß die Empfindlichkeitskurven von Rezeptoren, die mit einem 540 nm Sehfärbstoff ausgestattet sind, durch unterschiedliche Anteile von Streulicht, das die Sehzellen seitlich durch abschirmende Pigmente erreicht, beeinflußt werden. Massenableitungen von Augen anderer *Notonecta*-Arten (Benriett and Ruck, 1970) ergaben spektrale Empfindlichkeitskurven, die denen von *Gerris lacustris* nahezu gleichen. Aus Veränderungen der spektralen Empfindlichkeit während selektiver chromatischer Adaptationen schließen die Autoren, ähnlich wie im vorliegenden Fall, auf das Vorhandensein dreier Klassen von Rezeptoren, eines UV-, Blau- und Grünrezeptors. Aufgrund der großen Ähnlichkeit zu den Verhältnissen bei *Notonecta* erscheint für *Gerris lacustris* ein trichromatisches Farbsehen möglich.

Bei photometrischen Messungen verhalten sich die drei Sehfärbstoffe im Auge von *Gerris*, selbst nach schwacher Vorfixierung der Augenpräparate mit Glutaraldehyd, photoreisomerisierbar. Sie gehören dem Typ von Rhodopsinen mit thermostabilen Metarhodopsinen an, der zuerst bei Cephalopoden nachgewiesen wurde (Kropf et al., 1959; Hamdorf et al., 1968). Die Absorptionsmaxima der Metarhodopsine unterscheiden sich hinsichtlich der Lage auf der Wellenlängenskala deutlich von denen der zugehörigen Rhodopsine. So sind die Metarhodopsine des UV- bzw. Blausehfärbstoffs um etwa 130 nm bzw. 80 nm zu höheren Wellenlängen verschoben, während das Metarhodopsin des Grünsehfärbstoffs eine hypsochrome Verschiebung von etwa 80 nm aufweist. Zu P 350 gehört ein M 480, zu P 460 ein M 520 und zu P 545 ein M 485 (die Zahlen hinter P und M geben die ungefähren $\lambda_{\max}$ -Werte der Rhodopsine: P und Metarhodopsine: M an). Die Metarhodopsine aller drei Sehfärbstoffe absorbieren damit maximal im Spektralbereich zwischen 480 nm und 520 nm. In diesem

Teil des Spektrums liegt das Emissionsmaximum eines Dämmerungshimmels, während die Intensitätsverteilung eines klaren blauen Himmels Maxima bei etwas kürzeren Wellenlängen im UV und Blau aufweist (Möller, 1957). Da in allen drei Fällen die molare Absorption der Metarhodopsine die der Rhodopsine übersteigt, kann angenommen werden, daß unter natürlichen Lichtbedingungen die Geschwindigkeitskonstante der Photoreisomerisierung von Metarhodopsin zu Rhodopsin größer ist als die der Photoreaktion von Rhodopsin zu Metarhodopsin. Die Bedeutung dieser Erscheinung für die Empfindlichkeitsregulierung von Photorezeptoren würde anhand des UV-Sehfarbstoffs von *Ascalaphus* (Hamdorf et al., 1971) und des trichromatischen Sehsystems von *Deilephila* (Höglund et al., 1973) nachgewiesen. Sie ist darin zu sehen, daß die Empfindlichkeit von Photorezeptoren neben anderen Faktoren auch von der Konzentration der in ihnen vorhandenen Sehfarbstoffe abhängt. Da aber das Verhältnis der Geschwindigkeitskonstanten der Photoreaktionen von M zu P und P zu M bei konstanter spektraler Verteilung des in die Photorezeptoren einfallenden Lichtes unabhängig von dessen Intensität gleich hoch bleibt, verändert sich die Sehfarbstoffkonzentration unter diesen Bedingungen nicht. Sie wird vielmehr zu verschiedenen Tageszeiten durch Photoregeneration allein auf einem hohen Niveau gehalten. Damit entfällt weitgehend die Notwendigkeit, zur Aufrechterhaltung der Lichtempfindlichkeit Sehfarbstoffe auf chemischem Wege zu resynthetisieren.

Hinweise auf den Einfluß der photochemischen Umwandlungen von Seh- und Folgefarbstoffen auf die Empfindlichkeit des Auges gibt das Experiment (Abb. 11), bei dem der Verlauf der Dunkeladaptation nach verschiedenen chromatischen Helladaptationen verfolgt wird. Wie mit Versuchen an *Ascalaphus*, *Manduca*, *Deilephila*, *Apis* und *Calliphora* (Hamdorf, 1975) gezeigt werden konnte, wird die Rezeptorempfindlichkeit nach einer kurzen Dunkeladaptation allein durch die Konzentration an Sehfarbstoffen bestimmt. Bei dem angesprochenen Experiment kann man aus der Verminderung der Empfindlichkeit für grünes Licht nach einer Orangeadaptation und der Empfindlichkeitserhöhung nach einer Blauadaptation schließen,

daß das Metarhodopsin des Grünsehfärbstoffs kürzerwellig absorbiert und durch die Blaubelichtung zu Rhodopsin reisomerisiert werden kann, wodurch die Grünempfindlichkeit wieder ansteigt. Umgekehrt ergibt sich aus der Erhöhung der Blauempfindlichkeit nach einer Orangepadaptation und der Verminderung nach einer Blaubelichtung, daß das Metarhodopsin des Blausehfärbstoffs im längerwelligen Spektralbereich absorbiert, durch langwellige Bestrahlung zu Blausehfärbstoff zurückverwandelt wird und dadurch zu einer Empfindlichkeitssteigerung führt.

Man muß jedoch berücksichtigen, daß die verwendeten Testlichter (450 nm und 550 nm) jeweils beide Rezeptortypen (Blau und Grün) gleichzeitig reizen und daß ihre elektrischen Antworten gemeinsam als Summenableitung registriert werden. Ein 540 nm Sehfärbstoff beispielsweise hat bei 450 nm noch etwa 25 % seiner maximalen Absorptionswahrscheinlichkeit. Aus diesem Grunde ist zu erwarten, daß auch die Grünrezeptoren einen gewissen Beitrag zu den elektrischen Antworten des Auges auf die 450 nm-Reizung beisteuern. Nun sind das Blau- und das Grünsehfärbstoffsystem bezüglich der Absorptionsmaxima ihrer Rhodopsine und Metarhodopsine nahezu symmetrisch aufgebaut. Dadurch entsteht bei einer sättigenden Blaubelichtung eine geringe Konzentration an Blausehfärbstoff und eine hohe Konzentration an Grünsehfärbstoff. Als Folge einer Blaubelichtung sinkt also die Empfindlichkeit der Blaurezeptoren, während die der Grünrezeptoren ansteigt. Diese gegenläufigen Effekte treten bei der Beantwortung eines 450 nm Testreizes in Konkurrenz, und als Folge zeigt sich bei den Summenableitungen eine geringere Empfindlichkeitserniedrigung, als sie z.B. bei Massenableitungen von Augen mit einer reinen Blaurezeptorpopulation zu erwarten wäre. Das Ausmaß dieser Veränderungen hängt von der Relation der Anzahlen an Blau- und Grünrezeptoren ab, wenn angenommen wird, daß jeder Rezeptor einen gleich großen Anteil zur Gesamtempfindlichkeit des Auges beisteuert. Unter dieser Annahme läßt sich bei der Verwendung der Sehfärbstoffnomogramme für das Blau- und Grünsehfärbstoffsystem, wie sie sich aus den Ergebnissen der Mikrospektrometrie (Abb. 16) darstellen, ein Verhältnis der Anzahl von Blau- zu Grünrezeptoren

toren wie 1 : 3,5 abschätzen, bei dessen Überschreitung die 450 nm-Empfindlichkeit des Auges sich nach sättigenden kurz- und langwelligen Belichtungen gleichsinnig mit der 550 nm-Empfindlichkeit verändert. Ähnliche, jedoch weitaus geringere Effekte sind auch für die Veränderungen der 550 nm-Empfindlichkeit nach Blau- und Orangebelichtungen zu erwarten. Ein 460 nm Sehfärbstoff zeigt bei 550 nm noch etwa 3 % seiner maximalen Absorptionswahrscheinlichkeit, so daß ein Einfluß der Blaurezeptoren auf die elektrische Antwort des Auges auf eine 550 nm Reizung in nur geringem Umfang vorhanden sein wird.

Die Problematik von mikrospektrophotometrischen Messungen an Strukturen, die ein Gemisch aus mehreren thermostabilen Sehfärbstoffsystemen enthalten, wurde bereits in Methode 4.2.4.1. angesprochen. Dort sind drei Bedingungen für die experimentelle Durchführung solcher Messungen genannt, bei deren Anwendung ein gemessenes Differenzspektrum ziemlich gut der Differenz der Absorptionswahrscheinlichkeiten $\alpha_M - \alpha_P$ nur eines Sehfärbstoffsystems P, M entspricht. Wie die Ergebnisse gezeigt haben, ist das offene Rhabdom von Gerris eine solche Struktur, in der drei verschiedene Sehfärbstoffsysteme zumindest teilweise gemeinsam vorkommen. Der UV-Sehfärbstoff wurde immer gemeinsam mit dem Blau- bzw. mit dem Blau- und dem Grünsehfärbstoff gemessen. Um den UV-Sehfärbstoff von den beiden anderen Systemen zu trennen, konnte auf die ii-Bedingungen (9) in 4.2.4.1. zurückgegriffen werden: Durch 550 nm/350 nm Adaptationen erfolgt eine maximale Veränderung der Konzentrationen an Rhodopsin und Metarhodopsin im UV-System, während in den anderen Sehfärbstoffsystemen nur geringe Konzentrationsänderungen auftreten (500 nm liegt genau zwischen den isosbestischen Punkten des Blau- und des Grünsehfärbstoffsystems). Andererseits absorbiert das UV-Rhodopsin die Adaptationswellenlängen 580 nm und 450 nm fast gar nicht, so daß bei diesem Belichtungsprogramm das UV-System unbeeinflußt bleibt. Das Blau- und das Grünsehfärbstoffsystem, die sich bezüglich der Lage ihrer Rhodopsin- und Metarhodopsin-Absorptionsmaxima auf

der Wellenlängenskala nahezu symmetrisch verhalten, lassen sich bei den mikrospektrometrischen Messungen an ganzen Rhabdomen nicht durch die Wahl geeigneter Adaptationswellenlängen getrennt darstellen. Aufgrund der elektrophysiologischen Ergebnisse und der mikrophotometrischen Messungen an einzelnen Rhabdomeren kann vermutet werden, daß sie durch die Mehrzahl der gemessenen Differenzkurven (Abb. 14 und Abb. 15) ziemlich rein dargestellt werden.

Die Tatsache, daß an verschiedenen Ommatidien des lateralen Augenbereiches jeweils entweder ein, zwei oder alle drei Sehfarbstoffe gleichzeitig meßbar waren, konnte mit der Methode der Mikrospektrometrie an ganzen Rhabdomen nicht hinreichend erklärt werden. Es könnte in einigen Ommatidien nur jeweils ein Sehfarbstoffsystem angesiedelt sein, während andere zwei oder alle drei Sehfarbstoffsysteme gleichzeitig enthalten. Allerdings sind sehr häufig im mikroskopischen Bild nicht alle Rhabdomere gleichmäßig ausgeleuchtet oder teilweise überhaupt sichtbar (Abb. 5b). Es ist also auch denkbar, daß die einzelnen Baueinheiten der lichtrezipierenden Struktur, die Rhabdomere, innerhalb eines Ommatidiums mit verschiedenen Sehfarbstoffen ausgestattet sind und aufgrund der zufälligen Unterschiede im Grad der Ausleuchtung verschieden große Anteile zum Ergebnis der photometrischen Messungen beisteuern.

Die bestehenden Fragen (a.) nach der Reinheit der gemessenen Differenzkurven (Abb. 14, 15) und (b.) nach der Lokalisation der Sehfarbstoffe innerhalb der Ommatidien konnten für den lateralen Augenbereich durch mikrophotometrische Messungen an einzelnen Rhabdomeren weitgehend geklärt werden. Der Blausehfarbstoff (und nur er allein) wurde regelmäßig in den paarweise vorhandenen großen äußeren Rhabdomeren gefunden, während die vier kleineren äußeren Rhabdomere den Grünsehfarbstoff enthalten. Die Differenzspektren, die an beiden Rhabdomertypen gemessen wurden, stimmen gut mit den Grün- und Blau-Differenzspektren der Mikrospektrometrie an ganzen Ommatidien überein. Die Ergebnisse der Messungen an den zentralen Rhabdomeren ergaben kein einheitliches Bild. In dem einen Falle, in dem die Messung an einem dis-

talen, zentralen Rhabdomer der Sehzelle Nr. 7 gelang, wurde der Grünsehfärbstoff (Abb. 27) gefunden. Bei den Ergebnissen der Messungen an den paarweise vorhandenen zentralen, proximalen Rhabdomeren, die beide von der Sehzelle Nr. 8 gebildet werden, ist zu berücksichtigen, daß das Licht während der Messungen und auch in situ über das distale, proximale Rhabdomer zu ihnen gelangt. Es bleibt unklar, welchen Anteil diese Rhabdomere, für die in einem Falle die Existenz des Grünsehfärbstoffs gezeigt werden konnte, an den gemessenen Extinktionsänderungen im proximalen Bereich der zentralen Rhabdomere haben. Dies ist vor allen Dingen in dem Zusammenhang von Interesse, daß in drei von sechs Fällen, in denen die Aufnahme von Differenzspektren an den proximalen, zentralen Rhabdomeren gelang, Differenzkurven vom Typ einer Grün-Differenzkurve gemessen wurden (Abb. 30), die auf das Vorhandensein des Grünsehfärbstoffs schließen lassen (Diskussion S. 141). In drei anderen Fällen zeigten sich typische Blau-Differenzkurven (Abb. 28) und teilweise gleichzeitig Hinweise auf das Vorhandensein des UV-Sehfärbstoffs (Abb. 29), während sich keine Hinweise auf den Grünsehfärbstoff ergaben. Untersuchungen an anderen Insektenarten lassen die allgemeine Gültigkeit eines Prinzips vermuten, nach dem in einem Rezeptor immer nur ein Sehfärbstoff lokalisiert ist. Eine mögliche Erklärung für das gleichzeitige Auftreten zweier Sehfärbstoffe besteht darin, daß Blau- und UV-Sehfärbstoff jeweils getrennt einmal in dem distalen und zum anderen in den proximalen, zentralen Rhabdomeren lokalisiert sind.

Möglich erscheint jedoch auch eine andere Erklärung, die sich aus dem engen Beieinander der proximalen, zentralen und der großen äußeren Rhabdomere, die den Blausehfärbstoff enthalten, über eine Distanz von etwa $30\text{ }\mu\text{m}$ ergibt. Bei einer solchen Struktureigenschaft muß das Phänomen des "optical cross-talk" mit in Betracht gezogen werden, das sich aus den Wellenleitereigenschaften von eng benachbarten, dünnen lichtleitenden Strukturen ergibt. In den Rhabdomeren, die als lichtabsorbierende op-

tische Fasern betrachtet werden können (Snyder, 1975a), breitet sich ein Teil der Lichtenergie als Oberflächenmoden aus, die als stabile Lichtmuster entlang der Faser geleitet werden (Snitzer, 1961). In der Theorie der Lichtleiter ist

$$V = 2 \pi \rho / \lambda (n_1^2 - n_0^2)^{1/2}$$

ein fundamentaler Parameter, wobei ρ den Radius des Lichtleiters, λ die Wellenlänge des Lichtes im Vacuum und n_1 bzw. n_0 die Brechungsindizes der Medien innerhalb bzw. außerhalb des optischen Wellenleiters bezeichnet (Bierson and Kinsley, 1965). Dieser dimensionslose Parameter V eignet sich gut für die Beschreibung der Fortleitungscharakteristik eines zylindrischen Lichtleiters. Generell läßt sich sagen, je größer V ist, um so größer ist der Anteil der im Lichtleiter fortgeleiteten Lichtenergie η , um so kleiner ist $1 - \eta$, der Anteil der außerhalb fortgeleiteten Energie, um so homogener wird die Energieverteilung des Lichtes im Lichtleiterquerschnitt, und um so besser lassen sich die Erscheinungen mit den Gesetzen der klassischen geometrischen Optik beschreiben. Die beschriebenen Erscheinungen stellen nur einen kleinen Ausschnitt aller möglichen optischen Effekte dar, die aber in diesem Zusammenhang nicht alle von Interesse sind. V vereinigt die wichtigsten Parameter des Lichtleiters und des Lichtes, das durch die optische Faser geleitet werden soll. Es ist plausibel, daß bei einem größeren Verhältnis von Durchmesser zur Wellenlänge des Lichtes ρ / λ 'die Lichtwelle besser in den Lichtleiter hineinpaßt' und daß ein größerer Unterschied der Brechungsindizes der lichtleitenden Struktur und des umgebenden Mediums 'das Licht stärker im Lichtleiter festhält'. Bei Gerris beträgt im lateralen Augenbereich der mittlere Radius der großen äußeren Rhabdomere im proximalen Retinaabschnitt $\rho_1 \approx 0,6 \mu\text{m}$ und der der zentralen Rhabdomere $\rho_2 \approx 0,45 \mu\text{m}$, der mittlere Achsenabstand beider Rhabdomere $d \approx 1,1 \mu\text{m}$. Setzt man für die Brechungsindizes die Werte $n_1 = 1,365$ und $n_0 = 1,339$ an, die mit großer Wahrscheinlichkeit für die Stubenfliege zutreffen (Werte von Stavenga, 1974, der die Meßwerte von Seitz, 1968, aufgrund wellenoptischer Betrachtungen korrigierte; Diskussion s. Kirschfeld and Snyder, 1975), so ergeben sich für die großen äußeren Rhabdomere im Bereich zwischen

300 nm und 650 nm $3,3 \geq V_1 \geq 1,5$ und für die zentralen, proximalen Rhabdomere $2,5 \geq V_2 \geq 1,1$. Daraus folgt, daß bei direktem, symmetrischen Lichteinfall in beiden Rhabdomeren nur die erste HE_{11} -Mode erzeugt wird (Snyder and Pask, 1973; Snyder, 1975b). Für $V < 2$ fällt der Anteil der im Rezeptor fortgeleiteten Lichtenergie η schnell ab, während $1 - \eta$, der Anteil der außerhalb geleiteten Energie, größer wird. In den sich überlappenden modalen Feldern zweier benachbarter Lichtleiter können unter gewissen Voraussetzungen Interaktionen auftreten, die bei genügender Länge der Lichtleiter an bestimmten Stellen der Rhabdomere zu einer vollständigen Energieübertragung führen (McIntyre and Snyder, 1973). Wichtige Parameter für die Größe dieser Effekte sind d/ρ_1 , ρ_1/ρ_2 , V_1 und V_2/V_1 . Das Ausmaß der optischen Kopplung steigt, wenn

1. d/ρ_1 , ein Maß für den Abstand der beiden Lichtleiter, klein wird
2. V_1 klein wird und
3. ρ_1/ρ_2 klein wird, aber trotzdem in einem gesetzmäßigen Verhältnis zu V_2/V_1 steht

(Abb. 4 bei McIntire and Snyder, 1973). Diese Beziehungen lassen sich dadurch verstehen, daß das Ausmaß der Kopplung von der Interaktion oder Überlappung der modalen Felder abhängt. Die Felddichte nimmt mit steigender Entfernung von dem Lichtleiter schnell ab (d/ρ_1). Der Anteil der außerhalb der Lichtleiter verlaufenden Energie $1 - \eta$ steigt mit sinkendem V (V_1). Schließlich muß das Licht in den benachbarten Lichtleitern ähnliche Fortleitungsbedingungen vorfinden (ρ_1/ρ_2 in Beziehung zu V_2/V_1), damit die an Resonanzerscheinungen erinnernde Energieübertragung stattfinden kann. Eine Abweichung von diesen Beziehungen ergibt sich, wenn V (V_1 oder V_2) so klein wird, daß der weitaus größte Teil der Lichtenergie außerhalb des Lichtleiters verläuft und sich dann im Querschnitt über eine relativ große Fläche ausdehnt. In diesem Falle wird das Feld in der Region, in der eine Interaktion stattfinden kann, tatsächlich 'dünner' als für etwas größere V (Abb. 11 bei McIntire and Snyder, 1973).

Unter Anwendung der genannten charakteristischen Größen können nach McIntire and Snyder (1973) aus deren Formeln (31) - (34) die Größe des ma-

ximalen Energietransfers F und die dazu notwendige Distanz l bestimmt werden. Die Größen F und l bedeuten dabei folgendes: Werden im Lichtleiter 1 Moden mit der Energie der relativen Größe 1 und im Lichtleiter 2 mit der Energie 0 angeregt, so hat die Energie im Lichtleiter 2 nach Durchlaufen der Strecke l die Größe F , während $1 - F$ im Lichtleiter 1 verblieben ist. Nach Durchlaufen der Strecke $2l$ beträgt die Energie im Lichtleiter 1 wieder 1 und im Lichtleiter 2 wieder 0. Dies setzt voraus, daß die Fortleitungscharakteristiken beider Lichtleiter gleich sind (ρ_1/ρ_2 in Beziehung zu V_2/V_1). Nur in dem Falle geht während der Vor- und Rückwärtskopplung der Moden in beiden Lichtleitern keine Energie verloren. Benutzt man die genannten Daten für das große äußere Rhabdomer und das kleinere proximale, zentrale Rhabdomer im proximalen Retinaabschnitt von Gerris für die Berechnung von F und l und nimmt an, daß das große äußere Rhabdomer mit der Einheitsenergie und das kleinere zentrale Rhabdomer mit der Nullenergie angeregt wird, so ist im Spektralbereich zwischen 300 nm und 600 nm eine maximale Energieübertragung von 80 % und 100 % (F zwischen 0,8 und 1,0) innerhalb der Strecke von $30\text{ }\mu\text{m}$ ($l = 30\text{ }\mu\text{m}$) von dem äußeren auf das zentrale Rhabdomer möglich. Da sich in diesem Falle bei Verwendung der genannten Daten für die beiden Rhabdomere die Fortleitungscharakteristiken der beiden Lichtleiter nicht ideal entsprechen und damit Energieverluste während der Hin- und Rückkopplung zu erwarten sind, ist bei der Angabe des F -Wertes ein Fehler bis zu 50 % möglich. Die Ungenauigkeit der Berechnung wird weiterhin dadurch gesteigert, daß die genannten Werte für die Brechungsindizes der Rhabdomere und des umgebenden Mediums benutzt wurden, die möglicherweise den tatsächlichen Verhältnissen nicht entsprechen (Diskussion siehe Kirschfeld and Snyder, 1975).

Aufgrund dieser theoretischen Überlegungen kann jedoch angenommen werden, daß optical cross-talk zwischen den beiden eng benachbarten Rhabdomeren stattfindet. Diese Vermutung wird durch experimentelle Befunde gestützt, die mit Hilfe von Einzelreizung individueller Rezep-

toren im offenen Rhabdom von *Musca domestica* an intakten Tieren erhoben wurden (Kirschfeld, 1972). Der Autor ermittelte zwischen benachbarten Rhabdomeren eine Transmission von 1 % bis 10 %. Der kritische Parameter d/ρ , ein Maß für den Abstand benachbarter Rhabdomere, beträgt für das Fliegenauge zwischen 2,5 und 3,0 (Boschek, 1971; Stavennga, 1975). Er ist damit deutlich größer als der entsprechende Wert für die beiden eng benachbarten Rhabdomere im Auge von *Gerris* ($2d/\rho_1 + \rho_2 = 2,1$). Wie schon erwähnt wurde, gilt generell, daß cross-talk mit wachsenden d/ρ schnell abnimmt. Man kann also annehmen, daß optical cross-talk die Messungen an den zentralen, proximalen Rhabdomeren insofern beeinflußt, als ein gewisser Teil des Lichtes, das im Präparat aus diesen Strukturen austritt, von den großen äußeren Rhabdomeren stammt und durch deren Blausehfarbstoffsystem gefiltert wird. Demnach ist es sehr wahrscheinlich, daß die Blau-Differenzspektren, die in drei Fällen an einem zentralen Rhabdomer gemessen wurden, durch die optische Kopplung mit dem benachbarten Blaurezeptor verursacht worden sind, während die Hinweise auf das UV-Sehfarbstoffsystem die tatsächlichen Verhältnisse in diesen Rezeptoren wiedergeben.

In drei Fällen wurden an den zentralen, proximalen Rhabdomeren Differenzspektren gemessen (Abb. 30), die den Grün-Differenzkurven der Mikrospektrometrie (Abb. 16b) gleichen. Ihre Extinktionsmaxima und -minima und der isosbestische Punkt sind allerdings um 20 nm zu kürzeren Wellenlängen verschoben. Bei einer Deutung dieses Ergebnisses müssen zwei Faktoren berücksichtigt werden, die sich aus den morphologischen Besonderheiten der zentralen, proximalen Rhabdomere ergeben. Zum einen können die Messungen aufgrund einer optischen Kopplung mit dem eng benachbarten Rhabdomer durch das dort vorhandene Blausehfarbstoffsystem beeinflußt werden. Zum anderen ergeben sich aufgrund des geringen Durchmessers im Spektralbereich über 400 nm für den Wellenleiterparameter $V(\lambda)$ Werte unter zwei, so daß der Anteil des modalen Lichtes innerhalb des Rezeptors mit steigender Wellenlänge abnimmt. Doch nur dieses Licht

steht zur Absorption durch Sehfärbstoffe zur Verfügung. Dadurch wird der Anteil des absorbierten Lichtes am gesamten, als Mode geleiteten Lichtes bei höheren Wellenlängen immer geringer und die Absorptionsmaxima der Rhabdomere verschieben sich im Vergleich zu den reinen Farbstoffen zu kürzeren Wellenlängen. Diese theoretischen Überlegungen ergeben für das zentrale Rhabdomer Nr. 7 der Fliege, das mit $2\varnothing \approx 1, \mu\text{m}$ einen ähnlichen Durchmesser wie das zentrale, proximale Rhabdomer bei *Gerris* aufweist, eine Verschiebung des Absorptionsmaximums eines 500 nm Sehfärbstoffs um mindestens 10 nm zu kürzeren Wellenlängen hin (Snyder and Miller, 1972; Snyder and Pask, 1973). Es ist durchaus denkbar, daß beide Effekte die Absorptionseigenschaften der zentralen Rhabdomere beeinflussen. Dadurch wird die Differenzkurve eines dort vorhandenen Grünsehfärbstoffs zu kürzeren Wellenlängen verschoben. Als Folge wäre eine Verschiebung des Grün-Empfindlichkeitsmaximums der proximalen, zentralen Sehzellen zu kürzeren Wellenlängen zu erwarten.

Aus den Versuchsergebnissen und den vorgestellten Überlegungen ergibt sich für die zentralen Rhabdomere folgendes Bild: Sowohl der UV- als auch der Grünsehfärbstoff können in ihnen lokalisiert sein. Die Frage bleibt offen, ob beide im gleichen Ommatidium hintereinander, in jeweils einem der zentralen Rezeptoren eingelagert sind oder ob nur immer ein Sehfärbstofftyp in beiden zentralen Sehzellen innerhalb eines Ommatidiums vorhanden ist. Aufgrund der morphologischen Besonderheiten ist zu erwarten, daß Lichtleitereffekte die Rezeptorfunktionen der zentralen, proximalen Sehzelle beeinflussen. Die Empfindlichkeit der mit einem Grünsehfärbstoff ausgestatteten Rezeptoren wäre zu kürzeren Wellenlängen verschoben. Optical cross-talk zwischen den großen äußeren und den zentralen, proximalen Rhabdomeren ist auf eine Strecke von $30, \mu\text{m}$, das ist etwa $2/3$ der Gesamtlänge der zentralen, proximalen Rhabdomere, möglich. Daraus könnte sich ein Vorteil für die rezeptorische Funktion dieser zentralen, proximalen Rhabdomere ergeben, wenn diese den UV-

Sehfarbstoff enthalten: Mit größerer Wellenlänge wird der Wert für V geringer und die Größe des Energietransfers steigt (siehe S. 139). Dadurch würde von den großen äußeren Rhabdomeren zusätzlich längerwelliges Licht für die Photoregeneration des UV-Sehfarbstoffs zur Verfügung stehen.

Mit Hilfe der mikrophotometrischen Messungen gelang es, bestimmte Sehfarbstoffe einzelnen Rezeptoren im lateralen Augenbereich zuzuordnen. Für die sechs äußeren Rhabdomere zeigte sich dabei ein konstantes Verteilungsmuster: Die zwei größeren äußeren Rhabdomere enthalten den Blausehfarbstoff, die vier kleineren äußeren Rhabdomere den Grünsehfarbstoff. Die zwei zentralen Sehzellen enthalten den Grünsehfarbstoff oder den UV-Sehfarbstoff. Für das zahlenmäßige Verhältnis der Rezeptortypen in einem Ommatidium ergeben sich somit verschiedene Möglichkeiten, die durch die zwei Extreme Grün : Blau : UV wie 4 : 2 : 2 und 6 : 2 : 0 gekennzeichnet sind. Mit der Annahme, daß die spektrale Empfindlichkeit eines Rezeptors der Absorptionswahrscheinlichkeit des in ihm enthaltenen Sehfarbstoffs entspricht (Diskussion: Hamdorf, 1979; Langer, 1975; Menzel, 1975) und daß alle Rezeptoren ungefähr gleich große Anteile zu der elektrischen Antwort des Auges beisteuern, lassen sich aus den gemessenen spektralen Empfindlichkeiten grobe Abschätzungen über die relative Häufigkeit der einzelnen Rezeptortypen machen. Dazu wurden die relativen Anteile der drei Sehfarbstoffnomogramme mit Maxima bei 350 nm, 460 nm und 540 nm benutzt, die aufsummiert die gemessenen spektralen Empfindlichkeitskurven approximieren. Für den lateralen Augenbereich ergibt sich ein Verhältnis von Grün : Blau : UV wie 4 : 2 : 2 bis 5 : 2 : 1 (Abb. 9, 10). Diese Werte fügen sich gut in das Bild von der zahlenmäßigen Verteilung der Rezeptortypen im lateralen Augenbereich ein, wie es sich aufgrund der Mikrophotometrie einzelner Rhabdomere darstellt (siehe oben). Bei einem konstanten Verhältnis für die sechs äußeren Sehzellen von Grün : Blau wie 4 : 2 bleibt dann für die zwei zentralen Sehzellen eine mögliche statistische Verteilung von Grün : UV wie 1 : 1 bis 0 : 2.

Im ventralen Augenbereich sind die vier kleineren äußeren Rhabdomere nur noch bis knapp zur Hälfte der gesamten Rhabdomlänge vorhanden, die distale, zentrale Sehzelle fehlt ganz. Währenddessen sind die Flächenanteile der großen äußeren Rhabdomere und der zwei Rhabdomere der proximalen, zentralen Sehzelle im Querschnitt stark vergrößert (Schneider and Langer, 1969). Die spektrale Empfindlichkeit des ventralen Augenteils (Abb. 9) läßt auf ein Verhältnis der Rezeptortypen von Grün : Blau : UV wie 1 : 1 : 1 schließen. Es ist zu vermuten, daß die deutliche relative Verminderung der Grünempfindlichkeit ihre Ursache in der Reduktion der vier kleineren äußeren Rhabdomere hat, die im lateralen Augenbereich den Grünsehfärbstoff enthalten. Daraus könnte weiter folgen, daß die drei Sehzellen, deren rezeptorische Strukturen vergleichsweise stark vergrößert sind, ebenfalls die gleichen Rezeptortypen darstellen wie im lateralen Augenbereich, d.h. die großen äußeren Sehzellen sind Blaurezeptoren, die zentrale Sehzelle ist UV- oder Grünrezeptor.

Ommatidien des dorsalen Augenbereichs zeigen die gleiche Rhabdomstruktur, wie sie im lateralen Augenbereich zu finden ist. Allein die mittlere Rhabdomlänge ist auf ein Drittel bis ein Viertel der im lateralen Augenbereich reduziert (Schneider and Langer, 1969). Die spektrale Empfindlichkeit des dorsalen Augenbereichs zeigt einen stark reduzierten UV-Empfindlichkeitsanteil, während der Grünanteil erhöht ist (Abb. 9). Das Verhältnis der Rezeptorenanzahl Grün : Blau : UV wird auf 6 : 2 : 0 bis 5 : 2 : 1 geschätzt. Die in geringem Umfange verbliebene UV-Empfindlichkeit wird möglicherweise allein durch die Grün- und Blaurezeptoren aufgrund der β -Absorption ihrer Sehfärbstoffe vermittelt. Es ist durchaus denkbar, daß für die sechs peripheren Rezeptoren die gleichen Verhältnisse vorliegen wie im lateralen Augenteil, während die zwei zentralen Sehzellen zum größten Teil Grünrezeptoren sind. Wie schon erwähnt wurde, ist für den Fall, daß die zwei Rhabdomere der zentralen, proximalen Sehzelle Nr. 8 den 540 nm-Sehfärb-

stoff enthalten, aufgrund von Lichtleitereffekten zu erwarten, daß das Empfindlichkeitsmaximum dieser Sehzelle zu kürzeren Wellenlängen verschoben ist. Dieser Umstand könnte eine mögliche Erklärung dafür darstellen, daß die spektralen Empfindlichkeiten des dorsalen und lateralen Augenbereiches, in denen die zentralen Sehzellen den Grünsehfärbstoff enthalten oder enthalten können, im Spektralbereich um 500 nm über den Nomogramm-Summenkurven liegen, die die spektralen Empfindlichkeitskurven ansonsten recht gut approximieren.

Nach den elektrophysiologischen Befunden scheint bei *Gerris* die Verteilung der verschiedenen Farbrezeptoren über das Komplexauge von den Verhältnissen bei anderen Insekten abzuweichen (s. Diskussion S. 144). Während bei vielen untersuchten Arten UV- und Blaurezeptoren im dorsalen Augenbereich häufiger, manchmal auch als einzige Rezeptortypen vorkommen (*Drohne*, *Ascalaphus*, *Bibio*, *Aeschna*, *Anax*, *Spodoptera*) und Grünrezeptoren im ventralen Augenbereich häufiger bzw. nur dort (*Drohne*) zu finden sind (Übersicht: Menzel, 1975), scheint dieses Verteilungsmuster bei *Gerris* gerade umgekehrt zu sein. Hamdorf et al. (1971) sehen den Vorteil des alleinigen Vorkommens von UV-Rezeptoren im dorsalen Augenteil von *Ascalaphus* in einer erhöhten Kontrastempfindlichkeit für kleine dunkle Objekte gegen einen blauen Himmel, vor dem diese Objekte als Schatten wahrgenommen werden. Der Vorteil dieses 'Negativsehens' ist aber dann nicht mehr gegeben, wenn sich die spektrale Charakteristik des Hintergrundes häufig ändert und z.B. der UV-Anteil in der Hintergrundemission stark verringert wird. Das trifft aber für die Umgebung des Wasserläufers *Gerris lacustris* zu, der sich häufig am Rand von Gewässern mit ein oder zwei Beinen an Gegenständen festhaftet, die ins Wasser hineinragen (Rensing, 1962) und mit dem dorsalen Augenbereich gegen Bäume, Sträucher oder Gräser schaut, die den Gewässerrand überschatten. Die Tiere fliehen vor bewegten größeren Gegenständen (Rensing, 1962), auch wenn diese Gegenstände, hell oder dunkel, vor dem dunklen, grünen Hintergrund einer Baumkrone über dem Tier bewegt werden. Zum Erkennen von Gefahren

von oben scheint es für Gerris demnach vorteilhaft zu sein, daß der dorsale Augenbereich im blauen und grünen Spektralbereich empfindlich ist.

Der ventrale Augenteil, der auf die Wasseroberfläche gerichtet ist, zeichnet sich durch eine erhöhte Blau- und UV-Empfindlichkeit aus, was mit einer Volumenvergrößerung der großen äußeren und der proximalen, zentralen Rhabdomere korreliert werden kann. Die Mikrovilli dieser Rhabdomere sind in Richtung der dorso-ventralen Körperachse orientiert (Schneider and Langer, 1969). Die Autoren sehen den Vorteil der anteilmäßigen Vergrößerung dieser rezeptorischen Struktur darin, daß die ventralen Ommatidien vornehmlich dazu geeignet sind, an der Wasseroberfläche reflektiertes Licht, das aufgrund von Polarisisationseffekten bei der Reflektion teilweise polarisiert ist, weniger gut zu rezipieren als von Objekten im Wasser reflektiertes Licht. Es ist ein interessanter Befund, daß für die optische Erfassung des Unterwasserraumes anscheinend mehr Blau- und UV-Rezeptoren eingesetzt werden als für den Überwasserraum.

Abweichungen der berechneten Nomogrammanpassungen von den gemessenen spektralen Empfindlichkeiten zeigten sich, wie schon erwähnt wurde (S. 56), im Spektralbereich um 500 nm. Darüberhinaus traten solche Erscheinungen regelmäßig im orange-roten Spektralbereich und bei hoher Blau- und UV-Empfindlichkeit auch im violetten Spektralbereich auf. In den beiden letztgenannten Fällen deutet dies auf einen Einfluß von Schirmpigmenteigenschaften auf die spektrale Empfindlichkeit des Auges hin. Langer (1975) schloß aus mikrospektrometrischen Messungen an Pigmentgranula aus dem Auge von Gerris, daß die großen Granula in den primären Pigmentzellen und die mittelgroßen Granula in den sechs äußeren Rezeptorzellen hauptsächlich Ommin enthalten, während in den kleinen Granula der sekundären Pigmentzellen eine Mischung aus oxidiertem und reduziertem Xanthomatin vorhanden ist. Die Extinktionsspektren der Ommin enthaltenden

Granula zeigen ein Maximum bei etwa 550 nm, bei etwa 570 nm einen steilen Abfall zu größeren Wellenlängen und bei etwa 510 nm beginnend, einen flachen Abfall zu kürzeren Wellenlängen hin. Die Wirkung des Schirmpigments in den primären Pigmentzellen und in den Rezeptorzellen dürfte in einer Reduzierung und Regelung des Lichtflusses bestehen, der die rezeptorischen Strukturen eines Ommatidiums über die jeweilige Dioptrik erreicht und in ihnen verläuft. Die primären Pigmentzellen und der Kristallkegel wirken als Blende, deren Durchmesser durch die langsamen retinomotorischen Adaptationsvorgänge verändert werden kann (Walcott, 1975). Die Pigmentgranula der sechs peripheren Rezeptorzellen im Auge der Wasserwanze *Lethocerus* wandern bei Helladaptation auf die Rhabdomere zu (Ioannides and Horridge, 1975). Dieser schnell verlaufende Adaptationsmechanismus ist der Pupillenreaktion bei der Stubenfliege (Kirschfeld and Franceschini, 1969) vergleichbar. Für *Gerris* fehlt ein Nachweis dieser Pupillenreaktion, doch ist mit ihrem Vorkommen durchaus zu rechnen. Die Ommin-haltigen Granula in den primären Pigmentzellen und den Rezeptorzellen stellen keine Neutral-Graufilter dar. Aufgrund ihrer Absorptionseigenschaften ist zu erwarten, daß besonders im helladaptierten Zustand anteilmäßig mehr orangefarbenes und rotes Licht, aber auch mehr violettes und ultraviolettes Licht die Rhabdomere erreicht und in ihnen fortgeleitet wird. Dieser Effekt wird in den genannten Spektralbereichen eine Empfindlichkeitserhöhung bewirken, die dann besonders deutlich hervortritt, wenn in den betreffenden Spektralbereichen eine hohe Empfindlichkeit aufgrund einer hohen Absorptionswahrscheinlichkeit von Sehfärbstoffen gegeben ist.

Die Erhöhung der relativen spektralen Empfindlichkeit in einem Bereich (UV und Violett), in dem das Schirmpigment weniger stark absorbiert, konnte direkt durch den Vergleich einer pigmentfreien Mutante (*cream*) und der Wildform der Honigbiene gezeigt werden (Langer, 1975). Die Pigmentgranula in den primären Pigmentzellen und den Rezeptorzellen der Honigbiene weisen besonders im kürzerwelligen Teil des Spektrums ähnliche Absorptionseigenschaften wie bei *Gerris* auf.

Der Pigmentschirm, der durch die sekundären Pigmentzellen gebildet wird, hat ein 'Loch' im gelben und roten Spektralbereich. Das Ausmaß der Wirkung, den die Durchlässigkeit dieses interommatidial angeordneten Pigmentschirmes auf die spektrale Empfindlichkeit des Auges hat, läßt sich kaum abschätzen, da diese Pigmentzellen nicht den direkten Strahlengang von der Cornealinse bis zum Ende der Rhabdome beeinflussen. Eine Erhöhung der relativen spektralen Empfindlichkeit im längerwelligen Teil des Spektrums ist aufgrund von Streulicht, das von einem Ommatidium zum anderen gelangt und dort von den Rhabdomeren eingefangen wird, immerhin möglich.

Die Schirmpigmenteinflüsse wurden bei der Schätzung der relativen Rezeptorenzahl in den verschiedenen Augenbereichen nicht berücksichtigt. Unter der Annahme, daß diese Schirmpigmenteinflüsse in den verschiedenen Augenbereichen gleich sind (es gibt keine Hinweise, die dagegen sprechen), kann vermutet werden, daß die Zahl der UV-Rezeptoren regelmäßig zu hoch geschätzt wurde.

Wasseriäufer sind sehr gut an das Leben auf der Wasseroberfläche angepaßt (Rensing, 1962; Milne and Milne, 1978). Wie andere an der Wasseroberfläche jagende Insekten (z.B. *Notonecta*, *Gyrinus*) besitzen sie die Fähigkeit, Wellen der Wasseroberfläche zu rezipieren und als Informationsträger beim Beutefang, bei der Partnersuche und zur räumlichen Orientierung zu nutzen (Eggers, 1927; Jordan, 1929; Liche, 1936; v. Mitis, 1937; Baerends, 1939; Rabe, 1953; Wolda, 1961; Rensing, 1962; Markl and Wiese, 1969; Wiese, 1969; Murphey, 1971a, b; Wilcox, 1972).

Rensing (1962) schloß aus Verhaltensversuchen mit Tieren mit lackierten Augen, daß optische Reize für die Anlockung und Auslösung des Beutefangs bei *Velia caprai* und *Gerris lacustris* keine Rolle spielen und nur der mechanische Reiz allein von Bedeutung sei. Meyer (1971a,b)

konnte dagegen für den Bachwasserläufer *Velia caprai* nachweisen, daß die Kombination beider Reizmodalitäten bei Richtungsgleichheit der Reizquellen auf das Beutefangverhalten stärker auslösend wirkt als der mechanische Reiz allein. Mit Hilfe von Wahlversuchen bei normierten Vibrationsreizen und abgewandelten optischen Reizen an helladaptierten Tieren gelangte die Autorin zu wichtigen Ergebnissen über das visuelle Beuterkennen und ein Formensehen, das durch den frontalen bis lateralen, leicht nach ventral geneigten Augenbereich vermittelt wird. In diesem Augenbereich wies sie Perzeptionsschwerpunkte, Seheinheiten genannt, nach, deren Winkelabstand und Anordnung sich mit dem Ommatidienmuster decken. Bei der Aktivierung einer zentralen Seheinheit wirken die umliegenden hemmend. Diese Ergebnisse beziehen sich auf die Simultanabtastung der optischen Umwelt mit Hilfe mehrerer Seheinheiten mit verschiedener Richtcharakteristik.

Auf einen einfachen Nenner gebracht bedeuten diese Ergebnisse, daß die Richtcharakteristik verschiedener rezeptorischer Einheiten die neuronale Verschaltung der optischen Afferenzen in sinnvoller Weise gesetzmäßig bedingt. Denn erst die Zusammenfassung von rezeptorischen Eingängen mit jeweils gleichem Sehfeld in einzelne neuronale Untereinheiten, d.h. die feste geometrische oder topologische Zuordnung der Umwelt zu Elementen des Informationsverbreitungssystems, schafft die Voraussetzung dafür, daß optische Information aus der Umwelt über beispielsweise Bewegung, Richtung, Kontrast, spektrale Zusammensetzung und Polarisationszustand zur Konstruktion eines Abbildes der Umwelt genutzt werden kann. Wie eine Reihe von Untersuchungen an verschiedenen Insekten zeigt, ist die *Lamina ganglionaris*, das erste optische Ganglion, eine wichtige Schaltstelle für die Integration von Rezeptoreingängen mit gleicher Richtcharakteristik (Übersicht: Bullock and Horridge, 1965; Laughlin, 1975; Strausfeld, 1976). Es existiert ein *Neuroommatidium* (*lamina cartridge*) für jedes Ommatidium, und die Axone der Retinulazellen mit der gleichen Blickrichtung laufen in einem einzelnen *cartridge* zusammen. Bei Appositionsaugen mit geschlossenen Rhabdomen (Heuschrecke, Biene, Libelle) sind die Axone der Sehzellen jeweils

eines Ommatidiums immer dem darunterliegenden Neuroommatidium zugeordnet (Horridge and Meinerzhagen, 1970). Eine besondere Situation liegt beim Fliegenauge vor, wo die Sehachsen von sechs Retinulazellen aus jeweils benachbarten Ommatidien auf den gleichen Umweltpunkt gerichtet sind und deren Axone auf ein Neuroommatidium geschaltet werden (Braitenberg, 1967; Kirschfeld, 1967). Dieses sogenannte neurale Superpositionsprinzip wird dadurch ermöglicht, daß durch das Bauprinzip des offenen Rhadoms die Blickwinkel der Rhadomere innerhalb eines Ommatidiums divergieren und andererseits in einem Bereich benachbarter Ommatidien konvergieren können. Der Vorteil des neuralen Superpositionsprinzips besteht in einer Erhöhung der Absolutempfindlichkeit, indem die Lichtsammelwirkung der dioptrischen Systeme mehrerer Ommatidien zur Abbildung eines Umweltpunktes in einem Neuroommatidium benutzt wird (Übersicht: Kirschfeld, 1973).

Bei der Gruppe von Insekten, die durch den Besitz der für Wanzen typischen aconen Appositionsaugen mit offenem Rhadom ausgezeichnet sind, bereitet die Vorstellung einer sinnvollen topologischen Zuordnung von optischer Umwelt zu höheren neuralen Verarbeitungszentren größere Schwierigkeiten. Acone Appositionsaugen zeigen in allen bisher untersuchten Fällen Retinomotorik (Eckert, 1968; Walcott, 1975), die zuerst im Auge von *Notonecta glauca* nachgewiesen wurde (Lüttke, 1953). Die Veränderungen der Augenanatomie, die bei retinomotorischer Adaptation auftreten, wurden besonders ausführlich für die Belastomatide *Lethocerus* beschrieben (Walcott, 1971a). Sie gleichen sich prinzipiell bei allen untersuchten Arten (Walcott, 1975). Insbesondere sind die retinomotorischen Vorgänge bei *Lethocerus* und *Gerris* sehr ähnlich (Wolburg-Buchholz, 1979). Bei *Lethocerus* bewirken die recht dramatischen anatomischen Veränderungen (s. Kap. 2.1.) neben deutlichen Effekten auf die Absolutempfindlichkeit und den Öffnungswinkel der Rezeptoren (Walcott, 1971b) ebenfalls Veränderungen der Richtcharakteristik der einzelnen Sehzellen (Ioannides and Horridge, 1975). Während im helladaptierten Zustand die Blickrichtung aller Sehzellen eines Ommatidiums, be-

dingt durch die Blendenwirkung des Kristallstiels und der primären Pigmentzellen, mit der Blickrichtung des Rhabdoms übereinstimmt, weichen im dunkeladaptierten Zustand die Sehachsen der sechs peripheren Sehzellen um etwa 10° von der Sehachse des Ommatidiums ab. Die Sehachse der zwei zentralen Sehzellen stimmt weiterhin überein mit der Sehachse des Ommatidiums. Der visuelle interommatidiale Winkel, der Winkel zwischen den Sehachsen benachbarter Ommatidien, beträgt $2,5^{\circ}$ bis 3° . Das hat zur Folge, daß im dunkeladaptierten Zustand die zentralen Rezeptoren eines Ommatidiums in die gleiche Richtung schauen wie einzelne periphere Rezeptoren in Ommatidien, die jenes in einem Abstand von 3 - 4 Ommatidienreihen kreisförmig umgeben. Die Organisation der Sehfelder ist im helladaptierten Auge den Verhältnissen bei der Biene sehr ähnlich, während sie im dunkeladaptierten Zustand den Verhältnissen bei der Fliege ähnelt. Ein Verschaltungsmuster der Sehzellaxone wie bei der Biene oder ähnlich wie bei der Fliege ergäbe in keinem Fall eine befriedigende Lösung des Problems, eine konstante Repräsentation der Umwelt in höheren optischen Verarbeitungszentren zu erzielen. Die Realisierung eines dieser Verschaltungsmuster würde in beiden Fällen bedeuten: Während in einem Adaptationszustand über sechs periphere Sehzellen Information von einem Umweltpunkt in einem Neuroommatidium gesammelt wird, tragen die gleichen sechs peripheren Rezeptoren im anderen Adaptationszustand Information von sechs verschiedenen, weit entfernt liegenden Umweltpunkten im gleichen Neuroommatidium zusammen. Die beiden zentralen Sehzellen behalten in beiden Adaptationszuständen eine konstante Blickrichtung parallel zur Sehachse des Ommatidiums bei. Es wäre möglich, doch sehr unökonomisch und damit ziemlich unwahrscheinlich, daß in dem Adaptationszustand, in dem die peripheren Sehzellen Information von verschiedenen Raumpunkten sammeln, eine Perzeption des Raumes nur von den zentralen Sehzellen vermittelt wird.

Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen der zweischichtigen Lamina ganglionaris verschiedener Wasserwanzenarten und von *Gerris lacustris* (Meinertzhagen, 1971; Strausfeld, 1976; Wolburg-Buchholz,

1979) zeigen in allen Fällen ähnliche Projektionsmuster der Retina auf die Lamina ganglionaris bzw. auch auf die Medulla auf. Die Zuordnung der Rezeptoren eines Ommatidiums erfolgt

- a) über die langen Axone der zentralen Sehzellen durch die Lamina direkt zur entsprechenden Medulla-Einheit,
- b) über die tiefen kurzen Sehfasern einer Gruppe von peripheren Sehzellen zu dem entsprechenden Neuroommatidium,
- c) über die flachen kurzen Sehfasern der restlichen peripheren Sehzellen zu bestimmten anderen Neuroommatidien.

Bei Gerris scheint die Situation besonders durchsichtig zu sein. Drei der sechs peripheren Sehzellen geben synaptischen Input auf eine monopolare Zelle, das L3-Neuron, in dem darunterliegenden Neuroommatidium, während eine andere monopolare Zelle, das L4-Neuron, Input von drei Sehzellen aus Ommatidien in der Umgebung erhält, die möglicherweise bis zu 5 Ommatidienreihen entfernt liegen (Wolburg-Buchholz, 1979). Darauf basierend läßt sich für Gerris ein Modell entwickeln, das das Problem der Veränderung der Richtcharakteristik der sechs peripheren Sehzellen auf der Basis der Laminaorganisation löst.

Abb.49a zeigt das Schema des Facettenmusters, wie es bei Gerris auf der Corneaoberfläche zu beobachten ist, und darin eingezeichnet jeweils die sechs peripheren Sehzellen. Über die ganze Corneaoberfläche zeigt sich dieses konstante Facettenmuster: Reguläre Sechsecke stehen, mit Ecken nach oben und unten weisend, auf der horizontalen Augenachse. Ein Horizontal- und ein Vertikalschnitt durch ein Auge zeigen jeweils unterschiedliche Krümmungen der Augenoberfläche. Ein Schnitt parallel zu den Augengrenzen, ein Abkapp-Präparat also, zeigt eine annähernd ovale Umrißform (Abb.5a), wobei die horizontale Halbachse der Querschnittellipse und damit die Krümmung der Augenoberfläche in vertikaler Richtung größer ist als die vertikale Halbachse und die Oberflächenkrümmung in horizontaler Richtung. Beide Parameter der Geometrie des Auges, sowohl Anordnung der Facetten als auch Krümmung der Augenoberfläche hätten bei senkrechter Anordnung der Ommatidienachsen zur Corneaoberfläche zur Folge, daß die visuellen

interommatidialen Winkel in vertikaler Richtung größer sind als in horizontaler Richtung. In diesem Falle wäre bei Bestrahlung des Auges mit einer kreisförmigen Lichtfläche die Anzahl der Reihen beleuchteter Ommatidien in horizontaler Richtung größer als in vertikaler Richtung. Bei Schnittpräparaten parallel zu den Augengrenzen, die eine orthodrome Durchleuchtung der Augen gestatten, zeigen sich aber immer umgekehrte Verhältnisse (Abb. 5a). Die Ursachen dafür dürften in dem Umstand zu suchen sein, daß im lateralen Augenbereich die Ommatidienachsen in horizontaler Richtung untereinander nahezu parallel liegen und dadurch in dorsaler und ventraler Richtung erheblich gegen die Corneaoberfläche gewinkelt sind (Abb. 48). Solch eine Anordnung der Ommatidienachsen bewirkt eine Verkleinerung der visuellen interommatidialen Winkel in vertikaler Richtung (Stavenga, 1979). Dieser Effekt scheint im lateralen Augenteil von *Gerris* so groß zu sein, daß sich das Größenverhältnis der visuellen interommatidialen Winkel in horizontaler und vertikaler Richtung, wie es allein von der Geometrie der Augenfläche zu erwarten wäre, umkehrt. Ein deutliches Indiz dafür stellt die Anzahl der ausgeleuchteten Ommatidienreihen in horizontaler und vertikaler Richtung in Abb. 5a dar. Das Verhältnis der Reihenzahl horizontal zu vertikal war in allen Fällen kleiner als eins. Ein Verhältnis von $1:\sqrt{3}$ ist bei einer Gitteranordnung der Sehachsen der Ommatidien zu erwarten, die dem anatomischen Ommatidienmuster von regelmäßigen, auf der Horizontalen liegenden Sechsecken mit nach lateral weisenden Ecken entspricht. Dieses Muster, L_A -Muster genannt, ist dadurch gekennzeichnet, daß sich die Abstände der Zentren benachbarter, regelmäßiger Sechsecke in horizontaler Richtung D_h und vertikaler Richtung D_v wie $D_h/D_v = \sqrt{3}$ verhalten (Stavenga, 1979). Auch bei *Calliphora* und *Musca* sind die Sehachsen der Ommatidien im L_A -Muster angeordnet, obwohl das Muster der Cornealinsen in bestimmten Augenbereichen aus stehenden Sechsecken, L_C -Muster genannt, besteht (Franceschini, 1975; Beersma et al., 1975). Es ist also durchaus denkbar, daß auch bei *Gerris* die optischen Achsen der Ommatidien im L_A -Muster angeordnet sind. Für die Stubenfliege wurde eine Anordnung der optischen Ommatidienachsen im L_A -Muster aufgrund der neuralen Superpositions-

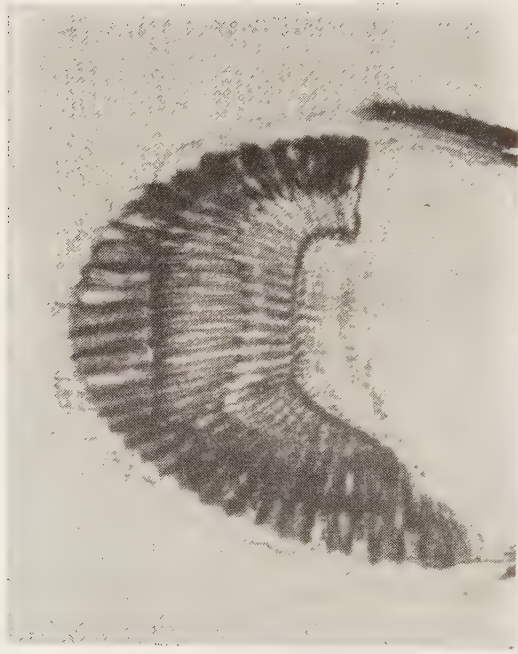


Abb. 48: Frontalschnitt durch das Auge von Gerris; LV 150:1;
EV 150:1 (Schneider and Langer, 1969).

theorie vorausgesagt (Stavenga, 1975), da diese Theorie fordert, daß die visuellen interommatidialen Winkel gleich den Divergenzwinkeln der Rhabdomere, also den Winkeln zwischen den Sehachsen der Rhabdomere und denen der Ommatidien, sind. Die Rhabdomere zeigen aber in allen Augenbereichen der Fliege ebenfalls das L_A -Muster, d.h. ihre Abstände untereinander verhalten sich in horizontaler und vertikaler Richtung wie $\sqrt{3}$. Das gleiche trifft auch für das Rhabdomermuster im lateralen und dorsalen Augenbereich von Gerris zu (Abb. 2). Man kann also annehmen, daß die Sehachsen der Ommatidien und die Rhabdomere mit der gleichen Gesetzmäßigkeit, dem L_A -Muster, angeordnet sind. Daher ist zu erwarten, daß bei einer Realisierung der optischen Voraussetzungen für die neurale Superposition im lateralen Augenteil von Gerris die visuellen interommatidialen Winkel und die Divergenzwinkel der Rhabdomere sich um ein ganzzahliges Vielfaches unterscheiden und nicht um einen Faktor $n \times \sqrt{3}$, wie es im Dorsalauge männlicher Märzfliegen (*Bibio marci*) zutrifft (Zeil, 1979).

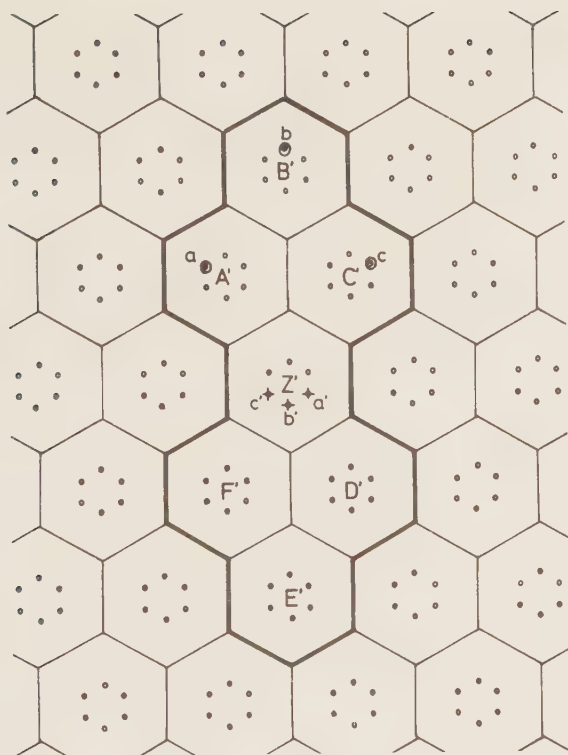
Während nun Abb. 49a das beobachtbare L_C -Muster der Facetten auf der Augenoberfläche darstellen soll, zeigt Abb. 49b eine hypothetische Facetten- und Ommatidienanordnung im L_A -Muster, die der Anordnung der Sehachsen der Ommatidien im L_A -Muster bei einer senkrechten Stellung der Ommatidien zur Corneaoberfläche entsprechen würde. Dieses hypothetische Facetten- und Ommatidienmuster ist somit ein isomorphes Abbild einer Anordnung von Raumpunkten, die in der Verlängerung der Sehachsen der tatsächlichen Ommatidien liegen. Es kann aus diesem Grunde mit der Anordnung der Sehachsen oder der Anordnung von entsprechenden Raumpunkten identifiziert werden. So mögen die Ommatidien A' , B' , C' , D' , E' , F' und Z' auf die Raumpunkte A, B, C, D, E, F und Z blicken.

Im helladaptierten Zustand schauen alle sechs peripheren Sehzellen eines Ommatidiums gleichzeitig auf den entsprechenden Raumpunkt. Bezüglich der benannten Zellen bedeutet das: a schaut nach A, b nach B, c nach C, und a' und b' und c' gleichzeitig nach Z.

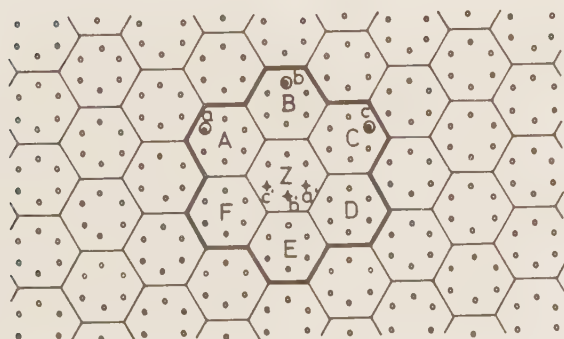
Abb. 49: Schematische Darstellung von Facetten- und Rhabdomermustern vom lateralen Augenbereich von Gerris. Die dorso-ventrale Richtung weist von oben nach unten.

- a) Facetten im L_C -Muster, wie sie auf der Corneaoberfläche zu beobachten sind.
 - b) Facetten im L_A -Muster, das durch Verkleinerung der Facettenabstände in dorso-ventraler Richtung um den Faktor 3 aus dem L_C -Muster in a) hervorgeht. Dieses Muster spiegelt die hypothetische Anordnung der visuellen Ommatidienachsen wieder.
- a, b, c, a', b', c' Rhabdomere; A', B', C', D', E', F', Z' Ommatidien, zu denen die entsprechenden Facetten gehören; A, B, C, D, E, F, Z Facetten im L_A -Muster $\simeq$ (isomorph zu) visuellen Ommatidien $\simeq$ Raumpunkten in deren Verlängerung.

a



b



Wird jetzt angenommen, daß in dem zum Ommatidium Z^0 gehörenden Neuroommatidium die Axone der Sehzellen a' , b' und c' auf das intrinsische L 3-Neuron und die peripheren Sehzellen a , b und c auf das L 4-Neuron konvergieren, so erhält L 3 optische Information vom Raumpunkt Z und L 4 gleichzeitig Information von den Raumpunkten A, B und C. Im dunkeladaptierten Zustand ändert sich die Situation, da die Sehachsen der sechs peripheren Sehzellen nicht mehr mit den Sehachsen der Ommatidien übereinstimmen. Angenommen die Divergenzwinkel der Sehzellen und die visuellen interommatidialen Winkel verhalten sich wie 1 zu 1, so schauen nun die Sehzellen a , b und c nach dem Raumpunkt Z, während a' nach A, b' nach B und c' nach C schaut. Im dunkeladaptierten Zustand erhält jetzt L 4 Information vom Raumpunkt Z und L 3 gleichzeitig von den Punkten A, B und C. Innerhalb eines Neuroommatidiums wird also in jedem Falle in einer monopolen Zelle Information über den zentralen Raumpunkt Z und in einer anderen monopolen Zelle Information von einer konstanten Umgebung des Zentralpunktes Z, von den Raumpunkten A, B und C, gesammelt. Die einzige Wirkung eines Wechsels des Adaptationszustandes bezüglich der Umweltprojektion auf die Lamina besteht in einem Funktionswechsel der L 3 und L 4-Neurone, der bei einer weiteren Verschaltung im Sinne eines Vorzeichenwechsels (+, -) gedeutet werden kann. Der Vorteil eines solchen Verschaltungsprinzips ist evident. Die Zuordnung von Raumelementen zueinander bleibt in der Lamina bis auf einen Vorzeichenwechsel erhalten. Die gleichzeitige Repräsentation von zentralem Punkt und Umgebung in einem Neuroommatidium kann durchaus sinnvoll, z.B. für eine Kontrastverstärkung durch Inhibition, genutzt werden (s. Meyer's Befunde über erregende zentrale und hemmende periphere Seheinheiten, S. 148). Die Voraussetzungen, die für dieses Modell gemacht wurden, können variiert werden.

Jedes beliebige Muster der 3 + 3 Verschaltung von intrinsischen Rezeptoren und solchen aus der Umgebung leistet das gleiche, wenn die intrinsischen und extrinsischen Sehzellen jeweils diagonal zum Zentrum angeordnet sind. Divergenzwinkel der Sehzellen und die visuellen

interommatidialen Winkel können sich auch um ein ganzzahliges Vielfaches unterscheiden. Dabei würde sich nur der Ring der umgebenden Ommatidien, in denen einzelne Rhabdomere im dunkeladaptierten Zustand in die gleiche Richtung sehen, vergrößern.

Eine experimentelle Überprüfung dieses Modells konnte im Rahmen dieser Arbeit nicht geleistet werden. Die Befunde über die rezeptorischen Eigenschaften der sechs peripheren Sehzellen, das konstante Verhältnis von blau zu grün wie 2 zu 4, und deren feste geometrische Anordnung fügen sich gut in dieses Modell, die 3 + 3 Verschaltung von extrinsischen und intrinsischen Rezeptoren, ein.

Nach den vorliegenden Befunden ist für *Spodoptera exempta* ein Sehsystem mit vier Sehfärbstoffen unterschiedlicher spektraler Absorption anzunehmen. Drei Sehfärbstoffe mit Absorptionsmaxima im UV (P 350), im Grün (P 515) und Gelb (P 560) konnten mikrospektrometrisch dargestellt werden. Ein vierter Sehfärbstoff mit maximaler Absorption im Blau (P 465) wurde mit Hilfe elektrophysiologischer Messungen der spektralen Empfindlichkeit wahrscheinlich gemacht. Deutliche Hinweise für sein Vorkommen ergeben sich jedoch aus Versuchen mit Digitonin-Extrakten dunkeladaptierter Retinae (s. Seite 160). Das Vorhandensein dieser vier Sehfärbstoffe erklärt in jedem Falle die gemessenen spektralen Empfindlichkeiten der Retinapräparate. Summen von Nomogrammkurven der vier Sehfärbstoffe mit wechselnden Anteilen passen die spektralen Empfindlichkeitskurven gut an. Darüberhinaus läßt sich die Spektralempfindlichkeit durch chromatische Dauerbelichtung der-

art verändern, daß von den vier Empfindlichkeitskomponenten nur eine (UV, Abb.39b □), zwei (UV und Blau, Abb. 5b ▲) oder drei (UV, Grün und Gelb, Abb. 35c) übrigbleiben oder überwiegend nur eine verschwindet (Gelb, Abb.36 Abb. 37). Die einzelnen Empfindlichkeitskomponenten lassen sich ebenfalls gut durch Nomogramme für die vier Sehfärbstoffe anpassen. Daraus kann geschlossen werden, daß vier Klassen von Rezeptoren existieren, die jeweils einen Sehfärbstofftyp enthalten und die bezüglich einer möglichen elektrischen Kopplung voneinander weitgehend unabhängig sind.

Die vier Sehfärbstoffe konnten ebenfalls in Digitonin-Extrakten dunkeladaptierter Retinae durch Spektrometrie direkt nachgewiesen werden (Langer and Schwemer, pers. Mitteilung). Bei Belichtung eines auf 0°C gekühlten Extraktes mit der Wellenlänge 678 nm zeigt sich eine Extinktionsabnahme im gelben Spektralbereich, die durch ein Verschwinden des Gelbsehfärbstoffs erklärt werden kann, Nacheinander vorgenommene Bestrahlungen eines auf $+10^{\circ}\text{C}$ gekühlten Extraktes mit den Wellenlängen 551 nm (1) und 472 nm (2) führen zu Extinktionsabnahmen im grünen (1) und blauen (2) Spektralbereich mit Maxima bei etwa 520 nm und 470 nm, und jeweils zu einer Extinktionszunahme im nahen UV.

Diese Befunde deuten auf eine Bleichung der P 515 und P 465 Sehfärbstoffe hin, als deren Folge das Bleichungsprodukt all-trans Retinal mit Absorptionsmaxima im nahen UV meßbar wird. Wird der Extrakt im Anschluß daran mit 353 nm belichtet, so erfolgt eine Extinktionsabnahme mit Maximum bei etwa 350 nm und eine Extinktionszunahme bei etwa 470 nm. Der UV-Sehfärbstoff und sein Metarhodopsin verhalten sich demnach im Digitonin-Extrakt bei $+10^{\circ}\text{C}$ weitgehend thermostabil. Durch eine nachfolgende 472 nm Belichtung läßt sich P 350 zu einem großen Teil photoregenerieren. Differenzkurven zwischen den Extinktionsspektren die einmal vor der 353 nm Belichtung und danach gemessen wurden, ähneln sehr den UV-Differenzspektren der mikrospektrometrischen Messungen an Retinapräparaten. Wie sich aus einem Größenvergleich der Extinktionsänderungen schließen läßt, ist Grünsehfärbstoff in mindestens doppelt

so hoher Konzentration im Extrakt dunkeladaptierter Retinae vorhanden wie die anderen Sehfarbstoffe.

Der Blausehfarbstoff läßt sich mikrospektrometrisch in situ nicht nachweisen. Zum einen ist aus den Ergebnissen der Elektrophysiologie und der Messungen an Digitonin-Extrakten zu schließen, daß der Blausehfarbstoff im Vergleich zum Grünehfarbstoff nur in geringen Konzentrationen vorliegt. Weiterhin liegen die Absorptionsmaxima des Blausehfarbstoffs und des dazugehörigen Metarhodopsins vermutlich so eng beieinander (zwischen 460 nm und 480 nm), daß durch wechselweise durchgeführte, langwellige und kurzwellige Belichtungen keine deutlichen photochemischen Veränderungen der Konzentration von Rhodopsin und Metarhodopsin erzielt werden können und damit keine Differenzspektren meßbar werden. Eine ähnliche Situation liegt auch bei *Deilephila elpenor* vor, wo sich die im Extrakt gemessenen Extinktionskurven des Violettsehfarbstoffs ($\lambda_{\max} \approx 440$ nm) und seines Metarhodopsins ($\lambda_{\max} \approx 480$ nm) stark überschneiden (Schwemer and Paulsen, 1973) und Differenzspektren mikrospektrometrisch in situ nicht meßbar sind (Hamdorf et al., 1972). Wie die mikrospektrometrischen Messungen an Präparaten des proximalen Retinaabschnitts zeigen, ist das Metarhodopsin des P 560 bei Raumtemperatur auch im Präparat nicht thermostabil.

Es wird mit einer relativ geringen Umsetzungsgeschwindigkeit abgebaut, wobei ein Folgeprodukt mit maximaler Absorption bei 380 nm, sehr wahrscheinlich all-trans Retinal, entsteht. Wie ein Vergleich der Zunahme der 380 nm Absorption nach Rot- und Grünbestrahlung zeigt (Abb. 42), wird der Metarhodopsinabbau bei Zimmertemperatur durch Lichtabsorption durch das Metarhodopsin beschleunigt; eine Kühlung des Präparates verhindert ihn.

Aus einer Reihe von Untersuchungen an Photorezeptormembranen bei Wirbellosen kann geschlossen werden, daß die Thermostabilität der Sehfarbstoffe in der Photorezeptormembran auf einer Stabilisierung der geome-

trischen Struktur der Sehfärbstoffmoleküle durch Kontakt mit Membran-Phospholipiden beruht (Hamdorf, 1979). Eine Auflösung der Membranstruktur z.B. durch Digitonin oder auch eine Veränderung dieser Strukturen - beispielsweise durch Fixierung mit Glutaraldehyd - führt oft dazu, daß die Sehfärbstoffe bei Belichtung bleichen. Es erscheint durchaus möglich, daß die Vorbehandlung der Präparate - Gefrierung mit Trockeneis während der Präparation - die Membranstrukturen derart verändert, daß die stabilisierende Wirkung auf das Gelbsehfärbstoffmolekül teilweise verlorengeht. Auf ultrastrukturellem Niveau stellt das Gefrieren und Wiederauftauen von Gewebe eine ziemlich rüde Behandlungsmethode dar, die beispielsweise beim Fliegenrhabdom zu einer weitgehenden Auflösung der Rhabdomer-Feinstrukturen führt (Kirschfeld and Snyder, 1975). Aus der mangelhaften Thermostabilität des Gelbsehfärbstoffsystems während der Messungen kann also nicht ohne weiteres auf ähnliche Verhältnisse bei intakten Photorezeptorzellen in lebenden Tieren geschlossen werden.

Die vier Rezeptorpigmente, die in jeweils verschiedenen Rezeptorzellen lokalisiert sind, könnten als Basis für ein tetrachromatisches System zur Farbwahrnehmung dienen. Aussagen über eine Farbwahrnehmung lassen sich jedoch nicht aufgrund rezeptorphysiologischer Untersuchungen machen. Sie zeigten jedoch, daß von der Rezeptorseite die Voraussetzungen für ein Farbsehen gegeben sind. Die vier Sehfärbstoffe von Spodoptera überdecken zusammen einen Spektralbereich von mehr als 400 nm, mehr als bis jetzt für Insekten beschrieben wurde (Übersicht: Menzel, 1979). Ein ähnliches Sehsystem besitzt die Springspinne *Mene-merus confusus*, in deren antero-medianen Augen vier Typen von Rezeptorzellen mit verschiedenen spektralen Empfindlichkeiten gefunden wurden (Yamashita and Tateda, 1976). Die intrazellulär gemessenen spektralen Empfindlichkeitskurven der vier Rezeptortypen sind eingipflig und zeigen Maxima bei etwa 360 nm, 480 - 500 nm, 520 - 540 nm und 580 nm. Das Vorhandensein der Rezeptortypen erklärt die breite spektrale Empfindlichkeitskurve des antero-medianen Auges, die mit Hilfe des ERG be-

stimmt wurde. Diese Empfindlichkeitskurve ähnelt sehr denen, die an Retinapräparaten von Spodoptera gemessen wurden.

Die vier Sehfärbstoffe sind in Retinapräparaten photoreisomerisierbar (P 560 nur bei Kühlung der Präparate). Sie gehören damit dem Typ von Rhodopsinen mit thermostabilen Metarhodopsinen an, der bei allen bisher untersuchten Evertrebraten vorkommt (Hamdorf, 1979). Die Metarhodopsine aller vier Sehfärbstoffe absorbieren maximal in einem engen Spektralbereich zwischen 460 nm und 490 nm. Das bathochrom verschobene Metarhodopsin des P 350 absorbiert maximal bei etwa 465 nm (M 465). Das UV-Sehfärbstoffsystem (P 350, M 465) entspricht damit weitgehend dem anderer Insekten (Ascalaphus, Deilephila; Übersicht: Hamdorf, 1979; Gerris: Teil I dieser Arbeit), für das im Falle von Ascalaphus Retinal als prosthetische Gruppe des Sehfärbstoffs direkt nachgewiesen werden konnte (Paulsen and Schwemer, 1972). Die Metarhodopsine des P 515 und P 560 zeigen beide eine deutliche hypsochrome Verschiebung, wie es die Regel für Rhodopsine mit Absorptionsmaxima bei Wellenlängen größer als 500 nm zu sein scheint (Goldsmith, 1972). Beide Metarhodopsine absorbieren maximal bei etwa 485 nm (M 485). Wie schon dargestellt wurde (S. 161), überlappen sich die Extinktionsspektren des P 465 und seines Metarhodopsins nahezu vollständig. Ihre Absorptionsmaxima liegen ähnlich wie bei Deilephila im blauen Spektralbereich eng beieinander. Das Blausehfärbstoffsystem von Spodoptera unterscheidet sich damit von dem anderer Insekten wie z.B. Gerris lacustris (Teil I dieser Arbeit) oder der Schwebfliege Eristalis tenax (Staven-ga, 1976), deren blau absorbierenden Rhodopsine deutlich bathochrom verschobene Metarhodopsine mit Absorptionsmaxima im grünen Spektralbereich besitzen.

Die molare Absorption der Metarhodopsine übersteigt in allen vier Fällen die der zugehörigen Rhodopsine. Auf die Bedeutung a. der Thermostabilität der Metarhodopsine, b. ihrer höheren molaren Absorption und c. der Häufung der Metarhodopsin-Absorptionsmaxima im blauen Spektralbereich, in dem die Intensität der natürlichen Lichtumgebung (Himmels-

licht) nahezu unabhängig von der Tageszeit maximal ist, für die Photoregeneration der Rhodopsine und die Aufrechterhaltung einer hohen Lichtempfindlichkeit bei natürlichen Lichtverhältnissen im Biotop wurde bereits bei der Besprechung der ähnlichen Befunde an *Gerris lacustris* hingewiesen (S.132). Der Vorteil eines solchen Systems, der zuerst für das UV-Sehfarbstoffsystem von *Ascalaphus* erkannt wurde (Hamdorf et al., 1971), besteht darin, daß die Sehfarbstoffkonzentration im Rezeptor bei annähernd gleichbleibender spektraler Verteilung des Lichtes in der natürlichen Umgebung des Tieres unabhängig von dessen Intensität allein aufgrund der Photoreisomerisierung von Sehfarbstoff auf einem hohen Niveau bleibt. Damit entfällt weitgehend die Notwendigkeit zur chemischen Resynthese von Sehfarbstoff, die bei Wirbeltieren für die Aufrechterhaltung einer hohen Konzentration an Rezeptormolekülen von zentraler Bedeutung ist (Übersicht: Baumann, 1972). Diese sogenannte Dunkelregeneration - die wahrscheinlich stoffwechselabhängige chemische Resynthese von Rhodopsin bei Wirbeltieren verläuft unabhängig von Licht - hat eine Halbwertszeit von etwa 10 min. Sie läßt sich besonders gut während der Dunkeladaptation von Wirbeltierrezeptoren nach vorangegangener starker Belichtung verfolgen, als deren Folge Wirbeltier-Rhodopsin zu Opsin und all-trans Retinal hydrolysiert wird. Zur Dunkeladaptation, d.h. zur vollständigen Wiedererlangung der Rezeptorempfindlichkeit, benötigen Stäbchen im Wirbeltierauge nach starker Blendung etwa 60 min, während Rezeptoren des Fliegenauges z.B. nur 30 bis 60 sec benötigen (Hamdorf, 1975). Die schnelle Wiederherstellung der Rezeptorempfindlichkeit bei Hell-Dunkel-Wechseln stellt für solche Insekten einen deutlichen Vorteil dar, deren Komplexaugen in unterschiedlichen Augenbezirken im schnellen Wechsel, z.B. durch Eigenbewegungen der Tiere verursacht, von "hellen" Lichtquellen wie z.B. Sonne oder Mond beleuchtet werden. Dies wird im Besonderen auch für *Spodoptera exempta* zutreffen, die - grundsätzlich nachtaktiv - in mond hellen Nächten stärker aktiv zu sein scheint als in dunklen Perioden (Bowden and Morris, 1975).

Ein weiterer Aspekt der Organisation der Sehfarbstoffe und ihrer Metarho-

dopsine, daß sich nämlich die Extinktionsspektren der vier Metarhodopsine nahezu vollständig überdecken, scheint von besonderer Bedeutung für ein mögliches Farbensehen zu sein. Auf diesen Gesichtspunkt wurde zuerst bei der Untersuchung des trichromatischen Sehsystems von *Deilephila elpenor* hingewiesen (Höglund et al., 1973). Für eine Farbanalyse des Lichtes ist es wahrscheinlich besonders vorteilhaft, wenn bei wechselnder chromatischer Zusammensetzung des in die Rezeptoren einfallenden Lichtes die Empfindlichkeit der verschiedenen Farbrezeptoren ein konstantes Verhältnis beibehält. Jedes monochromatische Licht oder eine Mischung verschiedener Wellenlängen kann dann durch das Verhältnis zwischen den Rezeptorpotentialen der verschiedenen Farbrezeptoren analysiert werden. Eine wichtige Voraussetzung dafür ist die Konstanzhaltung des Verhältnisses zwischen den Konzentrationen der verschiedenen Rezeptorpigmente. Diese Voraussetzung könnte dadurch in idealer Weise erfüllt sein, daß die Absorptionsmaxima der Sehfärbstoffe und der dazugehörigen Metarhodopsine jeweils bei der gleichen Wellenlänge liegen und daß sich somit die Absorptionswahrscheinlichkeiten von Rhodopsin und Metarhodopsin bei jeder Wellenlänge nur um einen konstanten Faktor unterscheiden. In diesem Falle wäre bei jeder beliebigen Wellenlänge das Verhältnis zwischen den Geschwindigkeitskonstanten der photochemischen Reaktionen: Rhodopsin zu Metarhodopsin und Metarhodopsin zu Rhodopsin konstant; die Rhodopsinkonzentrationen und damit auch das Verhältnis zwischen den Konzentrationen der verschiedenen Rhodopsine blieben konstant. Der denkbare Vorteil der weitgehenden Rhodopsin-Metarhodopsin-Überlagerung für ein mögliches Farbensehen brächte andererseits Nachteile für die Empfindlichkeit der Rezeptoren, da Rezeptorpigmente und Metarhodopsine im gleichen Spektralbereich bei der Quantenabsorption konkurrierten und nur eine Quantenabsorption am Rezeptorpigment (Rhodopsin) erregungsauslösend wirkt. Aus dieser Sicht erscheint es sinnvoll, daß die Extinktionsspektren der Rhodopsine und Metarhodopsine auf der Wellenlängenskala möglichst weit voneinander getrennt liegen. Wie schon erwähnt wurde, ist es für die Aufrechterhaltung einer hohen Rezeptorempfindlichkeit weiterhin wichtig, daß die

Metarhodopsine maximal in einem Spektralbereich absorbieren, in dem hohe Lichtintensitäten für die Photoregeneration von Rezeptorpigmenten durch Lichtabsorption am Metarhodopsin zur Verfügung stehen. Bei *Spo-*
doptera scheint ein Kompromiß zwischen den beiden Forderungen nach hoher Rezeptorpigmentkonzentration und konstantem Verhältnis zwischen den Konzentrationen der verschiedenen Rezeptorpigmente realisiert zu sein. Die Verlagerung der Metarhodopsin-Absorptionsmaxima in den blauen Spektralbereich hat zur Folge, daß aufgrund der hohen Absorptionswahrscheinlichkeit der Metarhodopsine im Vergleich zu den Rhodopsinen und wegen der höheren Intensität der Blaustrahlung in der natürlichen Umgebung auch zu verschiedenen Tageszeiten die Geschwindigkeitskonstanten des Metarhodopsin-Rhodopsin-Übergangs die des Rhodopsin-Metarhodopsin-Übergangs in allen Rhodopsin-Metarhodopsin-Systemen überwiegen. Darüberhinaus bedingt die weitgehende Übereinstimmung der Absorptionseigenschaften in allen vier Metarhodopsinen, daß das Verhältnis der Geschwindigkeitskonstanten des Metarhodopsin-Rhodopsin-Übergangs in allen vier Systemen bei veränderter spektraler Zusammensetzung des in die Rezeptoren einfallenden Lichtes nahezu konstant bleibt. Da diese Geschwindigkeitskonstanten unter natürlichen Lichtverhältnissen die Geschwindigkeitskonstanten des Rhodopsinabbaus (Rhodopsin-Metarhodopsin) in allen vier Systemen überwiegen und somit hauptsächlich die Höhe der Rhodopsinkonzentration bestimmen, bleibt auch dann noch das Verhältnis der Rhodopsinkonzentration annähernd konstant, wenn sich in der natürlichen Umgebung des Tieres die spektrale Zusammensetzung des Lichtes unter Beibehaltung eines hohen Blauanteils ändert.

Bei den mikrospektrometrischen Messungen wurden der UV- und der Gelbsehsfarbstoff in verschiedenen Retinatiefen gefunden. Der UV-Sehsfarbstoff konnte nur in Präparaten des distalen Retinaabschnittes nachgewiesen werden, während der Gelbsehsfarbstoff ausschließlich im proximalen Retinaabschnitt zu finden war. Der Grünsehsfarbstoff dagegen war in beiden Retinaabschnitten meßbar. Unter der wohl begründeten Annahme,

daß jeweils ein Sehfärbstoff in einer Rezeptorzelle lokalisiert ist, kann geschlossen werden, daß die unterschiedlichen Rezeptortypen serial in der Retina angeordnet sind. Zum gleichen Schluß kommt Meinecke (pers. Mitteilung) aufgrund elektromikroskopischer Untersuchungen der Ommatidienstruktur in der Retina von Spodoptera.

Veränderungen der Mikrovillistruktur bestimmter Sehzellen nach monochromatischer Bestrahlung der intakten Tiere deuten auf eine Farbpfindlichkeit der Sehzellen in dem jeweiligen Spektralbereich hin. Mit dieser Methode, mit der die Anordnung der Farbrezeptoren im Auge von *Deilephila elpenor* gezeigt werden konnte (Welsch, 1977), weist Meinecke in der basalen Rezeptorzelle eine Empfindlichkeit für rotes Licht, in den sechs medialen Zellen Grünempfindlichkeit und in der distalen Rezeptorzelle alternativ UV- oder Blauempfindlichkeit, von einem Ommatidium zum anderen wechselnd, nach. Im zentralen Augenbereich enthalten etwa zwei Drittel aller Ommatidien eine blauempfindliche Rezeptorzelle und ein Drittel eine UV-Zelle, wobei Ommatidien mit UV-Rezeptorzellen in kleinen Gruppen beieinander liegen. Dieser Befund erklärt auch, warum bei den mikrospektrometrischen Messungen an Präparaten des distalen Retinaabschnittes nur bei 50 % bzw. 25 % aller Untersuchungen der UV-Sehfärbstoff meßbar bzw. deutlich meßbar war.

Eine Schichtung oder serielle Anordnung von verschiedenen Farbrezeptoren in einem Ommatidium kommt auch bei *Deilephila elpenor* vor (Welsch, 1977; Schlecht et al., 1978), wo die Bedeutung dieser Anordnung für ein mögliches Farbsehen bei geringen Helligkeiten mit Hilfe einer Modellrechnung analysiert wurde (Schlecht, 1979). Eine solche Anordnung ist für die Farbwahrnehmung insofern vorteilhaft, als vorgelagerte Rezeptoren für tiefer liegende rezeptorische Strukturen mit chromatisch verschiedenen Rezeptorpigmenten wie Farbfilter wirken und als die spektrale Empfindlichkeit der Zellen mit tiefer liegenden Rezeptorstrukturen besonders stark in den Spektralbereichen vermindert werden kann, in denen die Sehfärbstoffe und die Metarhodopsine der darüberliegenden Rezeptorzellen maximal absorbieren. Dadurch wird ähnlich wie

durch laterale Filtereffekte in Rhabdomen des Bienenauges, wo drei verschiedene Rezeptortypen in paralleler Anordnung ein geschlossenes Rhabdom bilden, eine Schärfung der spektralen Empfindlichkeitskurven erreicht (Snyder et al., 1973). Von besonderer Bedeutung scheint dabei die Reihenfolge der schichtweisen Anordnung der drei, jeweils in einem Ommatidium vorkommenden Rezeptortypen zu sein. Beschrieben durch die Lagen auf der Wellenlängenskala, in denen die Rezeptorpigmente maximal absorbieren, verläuft die Anordnung von distal nach proximal, von kurzwellig zu langwellig. Das unter natürlichen Bedingungen von distal in das Rhabdom einfallende Licht wird auf seinem Weg durch das Rhabdom zunächst entweder durch den UV- oder den Blausehfarbstoff und danach durch den Grünehfarbstoff gefiltert, bevor es den Gelbrezeptor erreicht. Zusätzliche Filterwirkungen haben die blau-absorbierenden Metarhodopsine des UV- oder Blausehfarbstoffs und des Grünehfarbstoffs auf die Grünrezeptoren und weiterhin auf den Gelbrezeptor. Dadurch wird die Intensität des Lichtes, das die Grünrezeptoren bzw. den Gelbrezeptor erreicht, jeweils im Bereich der kurzwelligen Flanke der Grün- bzw. Gelbsehfarbstoff-Extinktionskurve und im UV-Bereich selektiv vermindert. In diesem Bereich fallen die Sehfarbstoff-Extinktionskurven weniger steil ab als auf der langwelligen Flanke, und sie besitzen ein weiteres kleineres Absorptionsmaximum im UV (β -Absorption). Die Empfindlichkeit der Rezeptoren, die in diesen Spektralbereichen wegen der relativ großen Absorptionswahrscheinlichkeit der Sehfarbstoffe ziemlich hoch sein könnte, wird durch Abschwächung des zur Absorption zur Verfügung stehenden Lichtes reduziert. Aufgrund der serialen Anordnung der verschiedenen Rezeptortypen kann also erwartet werden, daß die Rezeptoren als "narrow band receiver" arbeiten, deren Erregungen sich bei festem Farbreiz deutlich unterscheiden und somit eine wichtige Eigenschaft für eine wirksame Farbanalyse besitzen.

Bei verschiedenen Abgreifpunkten der differentiellen Elektrode in der Retina wurden unterschiedliche spektrale Empfindlichkeitskurven gemessen (Abb. 34). Bei der Deutung dieses Ergebnisses muß berücksichtigt werden,

daß die Stärke des elektrischen Feldes und damit auch die Änderung der elektrischen Feldstärke bei einer Änderung der Oberflächenladung einer Photorezeptormembran mit dem Quadrat der Entfernung abnimmt. Bei einer Summenableitung liefern daher die im nahen Umfeld der Elektrode liegenden Photorezeptoren einen höheren Anteil zu den Potentialänderungen, die auf einen Lichtreiz zwischen differenter und im Gehirn sitzender indifferenten Elektrode meßbar sind.

Daraus kann geschlossen werden, daß die Anteile der vier Rezeptortypen an der elektrischen Antwort in den verschiedenen Augenbereichen unterschiedlich groß sind. Dafür können Veränderungen der Absolutempfindlichkeit der einzelnen Rezeptortypen oder Veränderungen ihres zahlenmäßigen Anteils verantwortlich sein. Für die zweite Möglichkeit sprechen Beobachtungen von Meinecke (pers. Mitteilung), der mit Hilfe der erwähnten elektronenmikroskopischen Techniken (s. S. 166) im dorsalen Retinabereich mehr Blaurezeptoren und weniger Grünrezeptoren findet als in anderen Retinabereichen. Während in allen anderen Ommatidien die sechs medialen Rezeptorzellen nahezu immer Grünrezeptoren sind, gibt es im dorsalen Augenbereich eine Reihe von Ommatidien, in denen unter diesen sechs medialen Rezeptorzellen eine wechselnde Anzahl von Blaurezeptoren zu finden ist. Dieser Befund korreliert mit der relativ hohen Blauempfindlichkeit des dorsalen Retinabereiches (Abb. 34 Δ).

Für die erhöhte 386 nm-Empfindlichkeit gibt es jedoch auf der Basis einer erhöhten Anzahl von UV-Rezeptoren keine Erklärung, so daß dieser Befund unklar bleibt. Die Verteilung der verschiedenen Farbrezeptoren über das Komplexauge von *Spodoptera* entspricht den Verhältnissen bei einer Reihe anderer Insekten, wo ebenfalls Blau- und bzw. oder UV-Rezeptoren häufiger im dorsalen Augenteil vorkommen (Menzel, 1975; s. S. 145). Darüberhinaus bestehen häufig Unterschiede zwischen dorsalem und ventralem Augenteil hinsichtlich der Größe der Facetten (Exner, 1891) und der

Feinstruktur der Retina (Schinz, 1975). Wehner (1976) konnte nachweisen, daß nur ein kleiner Fleck im dorsalen Augenbereich der Honigbiene und der Ameise *Cataglyphis bicolor* für die Navigation nach polarisiertem Himmelslicht verantwortlich ist. In einigen anderen Fällen, wie etwa bei männlichen Märzfliegen (*Bibio marci*) und Taumelkäfern (*Gyrinus*) sind getrennte Dorsal- und Ventralaugen vorhanden. Allgemein wird angenommen, daß all diese Erscheinungen mit funktionellen Unterschieden korreliert werden können. Im Falle von *Spodoptera* fehlen bis jetzt jedoch Hinweise für die biologische Bedeutung der Häufung von Blaurezeptoren im dorsalen Retinabereich.

In den letzten dreißig Jahren sind einige sehr intensive Untersuchungen mit dem Ziel durchgeführt worden, die Bedingungen für das Massenauftreten und die Zugbewegungen von *Spodoptera exempta* in Ostafrika aufzuklären (Literaturbericht: Brown et al., 1969; Schaefer, 1976). Dabei hat sich gezeigt, daß die Bildung der großen Schwärme mit konvergierenden Luftströmungen einerseits und andererseits die Wanderung dieser Schwärme über mehrere hundert Kilometer, die in der ersten Nacht nach dem zeitlich eng koordinierten Ausschlüpfen einer riesigen Zahl von Imagines in einem kleinen Gebiet erfolgt, mit dem im Frühjahr wehenden Nord-Ost-Monsun und dem im Herbst wehenden Süd-West-Monsun korreliert werden kann. Untersuchungen über Orientierungsmechanismen von *Spodoptera exempta* sind nicht bekannt. Experimente zur Wirkung einer künstlichen Sex-Pheromon-Quelle auf männliche *Spodoptera littoralis*, einer nicht migratorischen, nah verwandten Art (Murlis and Bettany, 1977), lassen es aber als durchaus möglich erscheinen, daß auch bei *Spodoptera exempta* eine Geruchsorientierung zum Zusammenfinden der Geschlechtspartner dient. Hinweise auf das Vorkommen einer optischen Orientierung ergeben sich allein daraus, daß *Spodoptera exempta* in Lichtfallen gefangen werden kann (Bowden et al., 1975).

Wie die elektronenmikroskopischen Untersuchungen zur Augenanatomie (Meinecke, pers. Mitteilung), und die Ergebnisse dieser Untersuchung zur Physiologie der Photorezeptoren zeigen, besitzt *Spodoptera exempta*

ein hochentwickeltes Lichtsinnesorgan, das durchaus dazu geeignet erscheint, als rezeptorische Komponente bei optischen Orientierungsmechanismen zu dienen. Insbesondere bietet es ähnlich wie bei der Sphingide *Deilephila elpenor* (Schlecht, 1979) alle Voraussetzungen für ein wirkungsvolles Farbsehen und für Farbunterscheidung bei schwachem Licht, wobei aber im Gegensatz zu anderen farblüchtigen Insekten - wie z.B. der Honigbiene (v.Frisch, 1914; Kühn, 1927; Daumer, 1956) - durch die zusätzliche Ausstattung mit einem vierten Rezeptortyp mit maximaler Empfindlichkeit im gelben Spektralbereich ein Farbunterscheidungsvermögen bis in den orange-roten Spektralbereich möglich erscheint. Dies mag für die Motten insofern von biologischer Bedeutung sein, als sie bei Beendigung ihrer langen Wanderflüge darauf angewiesen sind, zwischen verschiedenen Vegetationstypen zu unterscheiden, um zur Eiablage Pflanzen aufzusuchen, die als Futter für die Larven geeignet sind.

7. Zusammenfassung

Zur Untersuchung der Physiologie der Photorezeptoren in den Facetten-
augen von Imagines zweier Insekten mit ausgeprägter morphologischer
Hell-Dunkel-Adaptation, *Gerris lacustris* mit aconem Appositionsauge
und *Spodoptera exempta* mit euconem Superpositionsauge, wurden elek-
trophysiologische (Massenableitung der Rezeptorpotentiale) und photo-
metrische Messungen (Mikrospektrometrie und Mikrophotometrie) durch-
geführt.

1. Bei *Gerris lacustris* lassen sich durch selektive Adaptationen drei
verschiedene Rezeptortypen mit maximaler Empfindlichkeit im UV
(Maximum bei ~ 350 nm), Blau (Maximum bei ~ 460 nm) und
Grün (Maximum bei ~ 540 nm) nachweisen.
2. In der Retina von *Gerris* wurden spektrometrisch drei verschiedene
Sehfarbstoffe und ihre Metarhodopsine gefunden: P 350 und M 480,
P 460 und M 520, P 545 und M 485. Die Metarhodopsine sind
thermostabil und werden durch Licht geeigneter Wellenlänge zu den
Sehfarbstoffen zurückverwandelt.
3. Bei *Gerris* konnten mittels Mikrophotometrie im lateralen Augenbe-
reich die verschiedenen Sehfarbstoffe bestimmten Typen von Rhab-
domeren innerhalb des offenen Rhabdoms zugeordnet werden: Die 2
großen äußeren Rhabdomere enthalten den Blausehfarbstoff, die 4
kleinen äußeren Rhabdomere den Grünsehfarbstoff; das distale, zen-
trale Rhabdomer kann den Grünsehfarbstoff und die 2 proximalen,
zentralen Rhabdomere können den UV- oder den Grünsehfarbstoff
enthalten.
4. Im dorsalen Augenbereich zeigt sich bei *Gerris* eine geringere UV-
Empfindlichkeit und im ventralen Augenbereich eine höhere UV-
und Blauempfindlichkeit als im lateralen Augenteil.

5. Das Auge von *Spodoptera exempta* enthält vier verschiedene, elektrophysiologisch nachweisbare Typen von Rezeptoren mit maximaler Empfindlichkeit im UV (Maximum bei ~ 355 nm), Blau (Maximum bei ~ 460 nm), Grün (Maximum bei ~ 520 nm) und Gelb (Maximum bei ~ 560 nm).
6. In der Retina von *Spodoptera* wurden mikrospektrometrisch drei verschiedene Sehfärbstoffe und ihre Metarhodopsine gefunden: P 350 und M 465, P 515 und M 485, P 560 und M 485. Die Metarhodopsine sind thermostabil (das M 485 des P 560 unter photometrischen Meßbedingungen nur bei Kühlung des Präparates) und werden bei geeigneter Belichtung in die Sehfärbstoffe verwandelt. Das Vorkommen eines vierten Sehfärbstoffes P 465 mit zugehörigem Metarhodopsin (maximale Absorption zwischen 460 nm und 480 nm) kann mikrospektrometrisch nicht nachgewiesen werden.
7. Bei *Spodoptera* wurden photometrisch im proximalen Abschnitt der Retina der Grün- und der Gelbsehfärbstoff nachgewiesen, während der UV-Sehfärbstoff - gemeinsam mit dem Grünsehfärbstoff - nur im distalen Retinaabschnitt zu finden war.
8. Im dorsalen Augenbereich von *Spodoptera* zeigt sich eine deutlich höhere Blauempfindlichkeit als im lateralen und ventralen Augenbereich.
9. Die Befunde und deren Bedeutung für die Beurteilung der Leistungsfähigkeit der Augen - besonders im Hinblick auf die Fähigkeit zum Farbsehen - werden für beide Insektenarten unter Berücksichtigung der jeweiligen Retinaorganisation diskutiert.
10. Für *Gerris lacustris* wird ein Modell zur neuronalen Verschaltung der Lichtsinneszellen erstellt, das die funktionellen Besonderheiten dieses

Augentyps im Zusammenhang mit der Veränderung der Richtcharakteristik der peripheren Rezeptorzellen als Folge von Adaptationsvorgängen (Retinomotorik) berücksichtigt.

8. Literatur

- Autrum, H.; v.Zwehl, V.: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Bienenauges.
Z.vergl.Physiol. 48, 357-384 (1964)
- Baerends, G.P.: Waarnemingen en proeven aan de ruggezwemmer *Notonecta glauca*.
De levende natuur 42, 11-17, 45-51 (1939)
- Baumann, Ch.: The regeneration and renewal of visual pigment in vertebrates.
In: Handbook of Sensory Physiology VII/1 (Ed. J.A. Dartnall)
p. 395-416. Berlin=Heidelberg=New York: Springer 1972
- Bedau, K.: Das Facettenauge der Wasserwanzen.
Z.wiss.Zool. 97, 417-456 (1911)
- Beersma, D.G.M.; Stavenga, D.G.; Kuiper, J.W.: Organisation of visual axis in the compound eye of the fly *Musca domestica* L. and behavioural consequences.
J.comp.Physiol. 102, 305-320 (1975)
- Bennett, R.; Ruck, P.: Spectral sensitivities of dark- and light-adapted *Notonecta* compound eyes.
J.Insect.Physiol. 16, 83-88 (1970)
- Biernson, G.; Kinsley, D.J.: Generalized plots of mode patterns in a cylindrical dielectric waveguide applied to retinal cones.
IEEE Trans. MTT 13, 345-356 (1965)
- Bohn, H.; Täuber, U.: Beziehungen der Wirkung polarisierten Lichtes auf das Elektroretinogramm und die Ultrastruktur des Auges von *Gerris lacustris*.
Z.vergl.Physiol. 72, 32-53 (1971)
- Boschek, C.B.: On the fine structure of the peripheral retina and lamina ganglionaris of the fly, *Musca domestica*.
Z.Zellforsch. 118, 369-409 (1971)
- Bowden, J.; Morris, M.G.: The influence of moonlight on catches of insects in light-traps in Africa.III. The effective radius of a mercury-vapour light-trap and the analysis of catches using effective radius.
Bull.ent.Res. 65, 303-348 (1975)
- Braitenberg, V.: Patterns of projection in the visual system of the fly. I. Retina-lamina projections.
Exp.Brain Res. 3, 271-298 (1967)

- Brown, E.S.: The african army worm *Spodoptera exempta* (Walker) (Lepidoptera, Noctuidae): a review of the literature. - 57 pp. multigraph. London, Commonw.Inst.Ent. 1962
- Brown, E.S.; Betts, E.; Rainey, R.C.: Seasonal changes in distribution of the african armyworm, *Spodoptera exempta* (WLK.) (Lepidoptera, Noctuidae), with special reference to eastern africa.
Bull.ent.Res. 58, 661-728 (1969)
- Bruckmoser, P.: Die spektrale Empfindlichkeit einzelner Sehzellen des Rückenschwimmers *Notonecta glauca* L. (Heteroptera).
Z.vergl.Physiol. 59, 187-204 (1968)
- Bullock, T.H.; Horridge, G.A.: Structure and function in the nervous system of invertebrates.
Freeman: San Francisco 1965
- Carlson, S.D.; Philipson, B.: Microspectrophotometry of the dioptric apparatus and compound rhabdom of the moth (*Manduca sexta*) eye.
J.Insect Physiol. 18, 1721-1731 (1972)
- Daumer, K.: Reizmetrische Untersuchungen des Farbensehens der Bienen.
Z.vergl.Physiol. 38, 413-478 (1956)
- Ebrey, T.G.; Honig, B.: New wavelength dependent visual pigment nomograms.
Vision Res. 17, 147-151 (1977)
- Eckert, M.: Hell-Dunkel-Adaptation in aconen Appositionsaugen der Insekten.
Zool.Jb.Physiol. 74, 102-120 (1968)
- Eggers, F.: Nähere Mitteilungen über das Johnstonsche Sinnesorgan und über das Ausweichvermögen der Taumelkäfer.
Zool.Anz. 71, 136-156 (1927)
- Exner, S.: Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insekten.
Franz Deuticke, Leipzig (1891)
- Franceschini, N.: Sampling of the visual environment by the compound eye of the fly: Fundamentals and applications.
In: Photoreceptor Optics (Eds. A.W. Snyder and R. Menzel)
p. 98-125. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975
- v.Frisch, K.: Der Farbensinn und Formensinn der Biene.
Zool.J. Physiol. 37, 1-238 (1914)

- Gogala, M.: Die spektrale Empfindlichkeit der Doppelaugen von *Ascalaphus macaronius* Scop. (Neuroptera, Ascalaphidae).
Z.vergl.Physiol. 57, 232-243 (1967)
- Gogala, M.; Hamdorf, K.; Schwemer, J.: UV-Sehfarbstoff bei Insekten.
Z.vergl. Physiol. 70, 410-413 (1970)
- Hamdorf, K.: Primärprozesse beim Sehen der Wirbellosen.
Rheinisch-Westf. Akad. der Wiss. N253 (1975)
- Hamdorf, K.: The physiology of invertebrate visual pigments.
In: Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/6A (Ed. H. Autrum)
p. 145-224. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1979
- Hamdorf, K.; Gogala, M.; Schwemer, J.: Beschleunigung der "Dunkel-
adaptation" eines UV-Rezeptors durch sichtbare Strahlung.
Z.vergl.Physiol. 75, 189-199 (1971)
- Hamdorf, K.; Höglund, G.; Langer, H.: Mikrophotometrische Unter-
suchungen an der Retinula des Nachtschmetterlings *Deilephila*
elpenor.
Verhandlungsber. Deutschen Zool. Ges. 65. Jahresvers.
276-280 (1972)
- Hamdorf, K.; Höglund, G.; Langer, H.: Photoregeneration of visual
pigments in a moth.
J.comp.Physiol. 86, 247-263 (1973)
- Hamdorf, K.; Schwemer, J.: Photoregeneration and the adaptation pro-
cess in insect photoreceptors.
In: Photoreceptor Optics (Eds. A.W. Snyder and R. Menzel)
p. 263-289. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975
- Hamdorf, K.; Schwemer, J.; Gogala, M.: Insect visual pigment
sensitive to ultraviolet light.
Nature 231, 458-459 (1971)
- Hamdorf, K.; Schwemer, J.; Täuber, U.: Der Sehfarbstoff, die Ab-
sorption der Rezeptoren und spektrale Empfindlichkeit der
Retina von *Eledone moschata*.
Z.vergl.Physiol. 60, 375-415 (1968)
- Hasselmann, E.M.: Über die relative spektrale Empfindlichkeit von
Käfer- und Schmetterlingsaugen bei verschiedenen Hellig-
keiten.
Zool.J.Physiol. 69, 537-576 (1962)
- Höglund, G.; Hamdorf, K.; Langer, H.; Paulsen, R.; Schwemer, J.:
The photopigments in an insect retina.
In: Biochemistry and Physiology of Visual Pigments (Ed. H.
Langer) p. 167-174. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1973a

- Höglund, G.; Hamdorf, K.; Rosner, G.: Trichromatic visual system in an insect and its sensitivity control by blue light.
J.comp.Physiol. 86, 265-279 (1973)
- Höglund, G.; Struwe, G.: Pigment migration and spectral sensitivity in the compound eye of moth.
Z.vergl.Physiol. 67, 229-237 (1970)
- Horridge, G.A.: Alternatives to superposition images in clear-zone compound eyes.
Proc.R.Soc. B 179, 97-124 (1971)
- Horridge, G.A.: Optical mechanisms of clear-zone eyes.
In: The Compound Eye and Vision of Insects (Ed. G.A.Horridge) 255-298 (1975)
- Horridge, G.A.; Meinertzhagen, I.A.: The exact neural projection of the visual fields upon the first and second ganglia of the insect eye.
Z.vergl.Physiol. 66, 369-378 (1970)
- Ioannides, A.C.; Horridge, G.A.: The organization of visual fields in the hemipteran acone eye.
Proc.R.Soc. B. 190, 373-391 (1975)
- Jordan, K.H.C.: Zur Biologie des Wasserläufers *Limnotrechus odontogaster*.
Z.Ins.Biol. 24, 28-33 (1929)
- Kirschfeld, K.: Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdomere im Koplexauge von *Musca*.
Exp.Brain Res. 3, 248-270 (1967)
- Kirschfeld, K.: The visual system of *Musca*: Studies on optics, structure and function.
In: Information Processing in the Visual System of Arthropods (Ed. R. Wehner) p. 61-74 .Berlin-Heidelb.-N.York:Springer 1972
- Kirschfeld, K.: Das neurale Superpositionsauge.
Fortschr.Zool. 21, 229-257 (1973)
- Kirschfeld, K.; Franceschini, N.: Ein Mechanismus zur Steuerung des Lichtflusses in den Rhabdomeren des Komplexauges von *Musca*.
Kybernetik 6, 13-21 (1969)
- Kirschfeld, K.; Snyder, A.W.: Waveguide mode effects, birefringence and dichroism in fly photoreceptors.
In: Photoreceptor Optics (Eds. A.W. Snyder and R. Menzel) p- 56-77. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975

- Knoll, F.: Lichtsinn und Blütenbesuch des Falters *Deilephila livornica*.
Z.vergl.Physiol. 2, 329-380 (1924)
- Kropf, A.; Brown, P.K.; Hubbard, R.: Lumi- and meta-rhodopsin of squid and Octopus.
Nature 183, 446-448 (1959)
- Kühn, A.: Über den Farbensinn der Bienen.
Z.vergl. Physiol. 5, 762-800 (1927)
- Kuhn, O.: Die Facettenaugen der Landwanzen und Zikaden.
Z.Morph.Ökol.Tiere 5, 489-558 (1926)
- Kunze, P.: Apposition and superposition eyes.
In: Handbook of Sensory Physiology VII/6A (Ed. H. Autrum)
p. 441-502. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1979
- Langer, H.: Nachweis dichroitischer Absorption des Sehfärbstoffes in den Rhabdomeren des Insektenauges.
Z.vergl.Physiol. 51, 258-263 (1965)
- Langer, H.: Properties and functions of screening pigments in insect eyes.
In: Photoreceptor Optics (Eds. A.W. Snyder and R. Menzel)
p. 429-455. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975
- Langer, H.; Hamann, B.; Meinecke, C.C.: Tetrachromatic visual system in the moth *Spodoptera exempta* (Insecta: Noctuidae).
J.comp.Physiol. 129, 235-239 (1979)
- Laughlin, S.B.: The function of the lamina ganglionaris.
In: The Compound Eye and Vision of Insects (Ed. G.A. Horridge)
p. 341-358. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975
- Laughlin, S.B.; Hardie, R.C.: Common strategies for light adaptation in the peripheral visual system of fly and dragonfly.
J.comp.Physiol. 128, 319-340 (1978)
- Liche, H.: Beobachtungen über das Verhalten der Wasserläufer (Gerridae, Hemiptera, Heteroptera).
Bull.int.Acad.Pol.sci. B 2, 525-546 (1936)
- Lüdtke, H.: Retinomotorik und Adaptationsvorgänge im Auge des Rückenschwimmers (*Notonecta glauca* L.).
Z.vergl.Physiol. 35, 129-152 (1953)
- Markl, H.; Wiese, K.: Die Empfindlichkeit des Rückenschwimmers *Notonecta glauca* für Oberflächenwellen des Wassers.
Z.vergl.Physiol. 62, 413-420 (1969)

- McIntyre, P.D.; Snyder, A.W.: Power transfer between optical fibers.
J.opt.Soc. 63, 1518-1527 (1973)
- Meinertzhagen, I.A.: The first and second neural projection of the eye.
Ph.D.Thesis, Univ. of St. Andrews. (Scotland) 1971
- Menzel, R.: Colour receptors in insects.
In: The Compound Eye and Vision in Insects (Ed. G.A. Horridge)
p. 121-153. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975
- Menzel, R.: Spectral sensitivity and colour vision in invertebrates.
In: Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/6A (Ed. H. Autrum) p.503-580. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1979
- Menzel, R.; Blakers, M.: Colour receptors in the bee eye. Morphology and spectral sensitivity.
J.comp.Physiol. 108, 11-33 (1976)
- Meyer, H.W.: Visuelle Schlüsselreize für die Auslösung der Beutefanghandlung beim Bachwasserläufer *Velia caprai* (Hemiptera, Heteroptera). 1. Untersuchung der räumlichen und zeitlichen Reizparameter mit formverschiedenen Attrappen.
Z.vergl.Physiol. 72, 260-297 (1971a)
- Meyer, H.W.: Visuelle Schlüsselreize für die Auslösung der Beutefanghandlung beim Bachwasserläufer *Velia caprai* (Hemiptera, Heteroptera). 2. Untersuchung der Wirkung zeitlicher Reizmuster mit Flimmerlicht.
Z.vergl.Physiol. 72, 298-342 (1971b)
- Milne, L.J.; Milne, M.: Insects of the water surface.
Scientific American 238, 134-142 (1978)
- Mitis, H.v.: Oekologie und Larvenentwicklung der mitteleuropäischen *Gerris*-Arten (Heteroptera).
Zool.Jb. Abt. System. Ökol. u. Geogr. 69, 337-372 (1937)
- Möller, F.: Strahlung in der unteren Atmosphäre.
In: Handbuch der Physik, Band 48 (Ed. S. Flügge)
p. 155-253. Berlin-Heidelberg: Springer 1957
- Murlis, J.; Bettany, B.W.: Night flight towards a sex pheromone source by male *Spodoptera littoralis* (Boisd.) (Lepidoptera, Noctuidae).
Nature 268, 433-435 (1977)
- Murphey, R.K.: Motor control of orientation to prey by the waterstrider, *Gerris remigis*.
Z.vergl.Physiol. 72, 150-167 (1971a)

- Murphey, R.K.: Sensory aspects of the control of orientation to prey by the waterstrider, *Gerris remigis*.
Z.vergl.Physiol. 72, 168-185 (1971b)
- Paulsen, R.; Schwemer, J.: Studies on the insect visual pigment sensitive to ultraviolet light: Retinal as the chromophoric group.
Biochim.biophys.Acta (Amst.) 283, 520-529 (1972)
- Rabe, W.: Beiträge zum Orientierungsproblem der Wasserwanzen.
Z.vergl.Physiol. 35, 300-325 (1953)
- Rauen, H.M.: Biochemisches Taschenbuch, S. 861
Springer, Berlin-Heidelberg-New York 1964
- Rensing, L.: Beiträge zur vergleichenden Morphologie, Physiologie und Ethologie der Wasserläufer (Gerroidea).
Zool.Beitr. Berlin (N.F.) 7, 447-485 (1962)
- Resch, B.: Untersuchungen über das Farbensehen von *Notonecta glauca* L.
Z.vergl.Physiol. 36, 27-40 (1954)
- Rokohl, R.: Über die regionale Verschiedenheit der Farbentüchtigkeit im zusammengesetzten Auge von *Notonecta glauca*.
Z.vergl.Physiol. 29, 638-676 (1942)
- Schaefer, G.W.: Radar observations of insect flight.
In: Insect Flight (Ed. R.C. Rainey), p. 157-197.
Oxford: Blackwells Scientific Publications (1976)
- Schinz, R.H.: Structural specialization in the dorsal retina of the bee, *Apis mellifera*.
Cell Tiss.Res. 162, 23-34 (1975)
- Schlecht, P.: Colour discrimination in dim light: An analysis of the photoreceptor arrangement in the moth: *Deilephila*.
J.comp.Physiol. 129, 257-267 (1979)
- Schlecht, P.; Hamdorf, K.; Langer, H.: The arrangement of colour receptors in a fused rhabdom of an insect.
J.comp.Physiol. 123, 239-243 (1978)
- Schneider, L.; Langer, H.: Die Struktur des Rhabdoms im "DoppelaUGE" des Wasserläufers *Gerris lacustris*.
Z.Zellforsch. 99, 538-559 (1969)
- Schwemer, J.: Der Sehfärbstoff von *Eledone moschata* und seine Umsetzungen in der lebenden Netzhaut.
Z.vergl.Physiol. 62, 121-152 (1969)

- Schwemer, J.; Gogala, M.; Hamdorf, K.: Der UV-Sehfarbstoff der Insekten: Photochemie in vitro und in vivo.
Z.vergl.Physiol. 75, 174-188 (1971)
- Schwemer, J.; Paulsen, R.: Three visual pigments in *Deilephila elpenor* (Lepidoptera, Sphingidae).
J.comp.Physiol. 86, 215-229 (1973)
- Seitz, G.: Der Strahlengang im Appositionsauge von *Calliphora erythrocephala* (Meig.).
Z.vergl.Physiol. 59, 205-231 (1968)
- Snitzer, E.: Cylindrical dielectric waveguide modes.
J.opt.Soc.Am. 51, 491-498 (1961)
- Snyder, A.W.: Optical properties of invertebrate photoreceptors.
In: The Compound Eye and Vision in Insects (Ed. G.A. Horridge), p.179-235. Oxford University Press. 1975a
- Snyder, A.W.: Photoreceptor optics - theoretical principles.
In: Photoreceptor Optics (Ed. A.W. Snyder and R. Menzel) p. 38-55. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975b
- Snyder, A.W.; Menzel, R.; Laughlin, S.B.: Structure and function of the fused rhabdom.
J.comp.Physiol. 87, 99-135 (1973)
- Snyder, A.W.; Miller, W.H.: Fly colour vision.
Vision Res. 12, 1389-1396 (1972)
- Snyder, A.W.; Pask, C.: Spectral sensitivity of dipteran retinula cells.
J.comp.Physiol. 84, 59-76 (1973)
- Stavenga, D.G.: Visual receptor optics, rhodopsin and pupil in fly retinula cells.
Thesis, Rijksuniversiteit, Groningen 1974
- Stavenga, D.G.: The neural superposition eye and its optical demands.
J.comp.Physiol. 102, 297-304 (1975)
- Stavenga, D.G.: Optical qualities of the fly eye - an approach from the side of geometrical, physical and waveguide optics.
In: Photoreceptor Optics (Eds. A.W. Snyder and R. Menzel) p. 126-144. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975
- Stavenga, D.G.: Pseudopupils of compound eyes.
In: Handbook of Sensory Physiology VII/6A (Ed. H. Autrum) p. 357-439. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1979

- Stavenga, D.G.: The visual pigments. Difference in visual pigments of blowfly and dronefly peripheral retinula cells.
J.comp.Physiol. 111, 137-152 (1976)
- Strausfeld, N.J.: Atlas of an Insect Brain.
Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1976
- Täuber, U.: Photokinetics and dichroism of visual pigments in the photoreceptors of *Eledone (Ozoena) moschata*.
In: Photoreceptor Optics (Eds. A.W. Snyder and R. Menzel)
p. 296-315. Berlin-Heidelberg-New York: Springer 1975
- Walcott, B.: Cell movement on light adaptation in the retina of *Lethocerus* (Belostomatidae, Hemiptera).
Z.vergl.Physiol. 74, 1-16 (1971a)
- Walcott, B.: Unit studies on receptor movement in the retina of *Lethocerus* (Belostomatidae, Hemiptera).
Z.vergl.Physiol. 74, 17-25 (1971b)
- Walcott, B.: Anatomical changes during light-adaptation in insect compound eyes.
In: The Compound Eye and Vision of Insects (Ed. G.A. Horridge), p. 20-33. Oxford University Press 1975
- Wehner, R.: Polarized - light navigation by insects.
Scient.Am. 235, 106-115 (1976)
- Welsch, B.: Ultrastruktur und funktionelle Morphologie der Augen des Nachtfalters *Deilephila elpenor* (Lepidoptera, Sphingidae).
Cytobiologie 14, 378-400 (1977)
- Wiese, K.: Wahrnehmung von Oberflächenwellen geringer Amplitude durch den Wasserläufer.
Naturwissenschaften 56, 575 (1969)
- Wilcox, R.S.: Communication by surface waves: Mating behavior of a water strider (Gerridae).
J.comp.Physiol. 80, 255-266 (1972)
- Wolburg-Buchholz, K.: The organization of the lamina ganglionaris of the hemipteran insects: *Notonecta glauca*, *Corixa punctata* and *Gerris lacustris*.
Cell Tissue Res. 197, 39-59 (1979)
- Wolda, H.: Response decrement in the prey catching activity of *Notonecta glauca* L. (Hemiptera).
Arch. neerl.Zool. 14, 61-89 (1961)

Yamashita, S.; Tateda, H.: Spectral sensitivities of jumping spider eyes.

Z.comp.Physiol. 105, 29-41 (1976)

Ich möchte Herrn Prof. Dr. H. Langer danken für die freundliche Unterstützung und sein Interesse bei der Durchführung dieser Arbeit und der kritischen Durchsicht des Manuskriptes.

Herrn Prof. Dr. K. Hamdorf und Herrn Dr. P. Schlecht bin ich für hilfreiche Anregungen und Diskussionen zu Dank verpflichtet. Ebenso gilt Frau Dr. M.E. Rivera und Frau Dr. I. Lues mein Dank für Ihr freundliches Interesse und für fördernde Gespräche. Ferner danke ich Frau I. Paas für die photographischen Arbeiten und Frau B. Hadamczyk für die nette Zusammenarbeit bei der Erstellung der Druckvorlage.

DER DRUCKER - (Alte) Buscheyst. 138 - 4630 Bochum-Querenburg

